АКАДЕМИЯ НАУК СССР

COMMONWEALTH INST.
ENTOMOLOGY LIBRARY
28 MAY 1958
SERIAL Eu.447
SEPARATE

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXVII
ВЫП. 3

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА ★ 1958

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ZOOLOGICHESKY ZHURNAL

ОСНОВАН АКАД. А. Н. СЕВЕРЦОВЫМ

РЕДАКЦИЯ:

Акад. Е. Н. ПАВЛОВСКИЙ (главный редактор), К. В. АРНОЛЬДИ (зам. главного редактора), Л. Б. ЛЕВИНСОН (ответственный секретарь), Б. С. ВИНОГРАДОВ, М. С. ГИЛЯРОВ, В. И. ЖАДИН, чл.-корр. АН СССР Л. А. ЗЕНКЕВИЧ, Б. С. МАТВЕЕВ, чл.-корр. АН СССР Г. В. НИКОЛЬСКИЙ, А. А. СТРЕЛКОВ

EDITORIAL BOARD:

Acad. E. N. PAVLOVSKY (Editor-in-Chief), K. V. ARNOLDI (Associate Editor), L. B. LEVINSON, B. S. VINOGRADOV, M. S. GHILAROV, V. I. ZHADIN, Corresp. Member of the Acad. Sci. USSR L. A. ZENKEVICH, B. S. MATVEYEV, Corresp. Member of the Acad. Sci. USSR G. V. NIKOLSKY, A. A. STRELKOV

1958

ТОМ XXXVII **МАРТ** **ВЫПУСК 3**

СОДЕРЖАНИЕ

(См. продолж. на 3-й стр. обложки)

Адрес редакции:
Москва Б-64, Подсосенский пер., д. 21
Издательство Академии наук СССР
Редакция «Зоологического журнала»

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1958, том XXXVII, вып. 3

«ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ» ГРЫЗУНОВ ПЕСЧАНЫХ И ГЛИНИСТЫХ ПУСТЫНЬ ТУРКМЕНИИ

Н. И. КАЛАБУХОВ, О. Н. НУРГЕЛЬДЫЕВ И Г. Н. СКВОРЦОВ

Государственный научно-исследовательский институт микробиологии и эпидемиологии Министерства здравоохранения СССР (Саратов) и Институт зоологии и паразитологии Академии наук Туркменской ССР (Ашхабад)

1. Введение

Понятие «жизненная форма» характеризует сходные свойства различных по происхождению и систематическому положению организмов, возникшие в результате приспособления к одинаковым условиям существования (Кашкаров, 1945), тем самым иллюстрируя одно из основных положений учения Дарвина (1896, стр. 132—133).

Эти приспособления могут быть весьма разнообразными, ибо они отражают глубокое влияние на растения и животных как климата и почвы, так и пищевых связей и других компонентов, слагающих биоценоз. Первый из авторов публикуемой статьи, рассматривая эколого-физиологические особенности «жизненных форм» грызунов лесостепи и степей Украины и Европейской части РСФСР (Калабухов, 1955), показал, что возникновение сходных приспособлений у видов, относящихся к различным семействам грызунов (суслики и полевки, песчанки и тушканчики), определяется в основном особенностями биотопов. Это позволило нам говорить о «жизненных формах» грызунов степи, песчаной полупустыни, полей и лесных биотопов.

В статье А. К. Рустамова (1955) наши взгляды также нашли свое подтверждение, но автор утверждал, что особенности «жизненных форм» животных пустынь Средней Азии одинаковы для всех обитателей данной ландшафтно-географической зоны и отличия между видами, заселяющими здесь разные биотопы, мало существенны.

Недавно В. М. Сдобников (1957) показал, что для тундры характерно наличие не менее чем трех «жизненных форм» животных — эварктов, т. е. приспособленных к активному существованию в условиях Заполярья как в теплое и светлое время года, так и в суровых зимних условиях полярной ночи (арктические птицы и млекопитающие), затем видов, которые проводят зиму в глубоком оцепенении, предотвращающем их гибель от холодов и бескормицы (пойкилотермные позвоночные и беспозвоночные животные), и, наконец, видов, зимой улетающих на юг (перелетные птицы).

Но наряду с авторами, выделяющими «жизненные формы» животных, исходя из представления о возникновении их в результате приспособления ко всему комплексу условий существования, некоторые исследователи утверждали, что классификация «жизненных» или «биологических форм» должна производиться в основном по характеру их питания. Указанный взгляд, вслед за Н. П. Наумовым (1948, 1955), защищает по от-

ношению к млекопитающим А. Г. Банников (1947, 1954, 1955), который делит грызунов и копытных Монголии прежде всего по этому принципу. Но он сам же показывает, что особенности питания млекопитающих тесно связаны с другими морфо-биологическими свойствами животных и с их обитанием в определенных ландшафтно-географических или вертикальных зонах.

Стремление свести все многообразие приспособительных признаков животных лишь к адаптациям, связанным с питанием,— одно из проявлений упрощенного подхода к биологическим явлениям. Нет никакого сомнения в том, что климатические, почвенные, эдафические условия — рельеф и структура земной поверхности, так же как и различные формы биотических связей животных (а не только их пищевые отношения), оказывают глубокое влияние на возникновение приспособительных признаков.

Характерно, что А. Н. Формозов (1956) в статье, подводящей итоги его многолетних исследований в Средней и Центральной Азии и посвященной «биологическим формам» животных пустынь и полупустынь, подчеркивает, что по характеру пищевых связей можно выделить не более четырех групп животных: зеленоядных, семено-плодоядных, питающихся беспозвоночными и поедающих позвоночных. В то же время тщательный анализ других отношений млекопитающих с внешней средой и особенно со свойствами субстрата, по которому они передвигаются и в котором строят свои убежища, т. е. именно с особенностями биотопов и с климатическими факторами среды, позволил А. Н. Формозову (1956) выделить здесь более 10 «биологических форм» этих животных.

Один из нас (Калабухов, 1946, 1950) уже ранее показал, что основой механизма адаптации животных к внешней среде служит интеграция разнообразных особенностей, позволяющих поддерживать энергетический баланс организма. Поэтому сведение всех приспособлений животных только к особенностям их питания было бы крайним упрощением. Приведем примеры, говорящие о такой сложной зависимости каждого вида животных не только от его пищевых связей, но и от всего комплекса внешних условий.

Так, малый суслик, будучи зеленоядным видом, связан в своем распространении с наличием определенного обилия растительной пищи. Поэтому он и не проникает далеко в настоящую полупустыню, где короткий период вегетации не позволяет грызунам накопить резервы жира, достаточные для длительного пребывания в летней и зимней спячке. Но отсутствие малого суслика в северных степях с густым травянистым покровом, где широко распространен крапчатый суслик, очевидно, определяется отнюдь не пищевыми связями первого вида. Н. Б. Бируля (1941) предположил, что эти колониальные зверьки в зарослях густой и высокой травянистой растительности разнотравных степей не могут своевременно обнаружить приближение пернатых и наземных хищников. Ведущий же индивидуальный образ жизни крапчатый суслик заселяет эту зону далеко на север. Под Харьковом, где оба вида сусликов наблюдались одним из нас (Калабухов, 1950), особенно бросалась в глаза приуроченность малого суслика к биотопам с низкой и разреженной растительностью, а крапчатых — к густым травянистым зарослям.

Точно так же связанная с особенностями передвижения приуроченность одного из видов трехпалых тушканчиков — емуранчика — к биотопам с разреженным травянистым покровом привела к тому, что, широко распространенный от побережья Днепра до пустынь Монголии, этот зверек встречается лишь на определенных вариантах песчаных, глинистых и щебнистых степей и отсутствует на обширных степных и пустынных пространствах между излюбленными им биотопами (Формозов, 1928; Виноградов, 1948; Огнев, 1948).

Точно так же отсутствие полуденной песчанки в северной части иль-

менной подзоны правобережья Волги, где Бэровские бугры чередуются с глубокими и длинными ильменями, очевидно, связано не с недостатком здесь корма для этих грызунов, а с их крайней чувствительностью к воздействию сочетания низкой температуры и высокой влажности, как это показали Н. И. Калабухов и В. А. Пряхин (1954) и Н. А. Мокриевич (1957).

Об этом же говорит и факт обилия полуденной песчанки в той же подзоне вдали от берегов водоемов (Калабухов, Крючков, Мокроусов, Пряхин и Тимофеев, 1955).

А. Г. Банников (1955), возражавший против отнесения «жизненных форм» грызунов и других животных к определенным ландшафтным зонам или биотопам, очевидно, недооценил основной принцип дарвинизма — представление об относительности всякого приспособления, о его обязательной проекции на конкретные условия существования данного организма (Дарвин, 1896, стр. 91—92).

Совершенно очевидно, что «жизненные формы» крупных или подвижных видов животных (как, например, копытные или хищные млекопитающие, перелетные птицы), индивидуальный ареал которых в течение годичного цикла жизни охватывает не только разные биотопы, но и разные ландшафтные зоны, характеризуются особенностями, определяемыми приспособлением к широкому размаху колебаний условий среды. Для видов же, привязанных к определенным биотопам, подобно многим грызунам лесостепной полосы и степной зоны (Калабухов, 1955) и пустынь Туркмении, как это показано в настоящей статье, именно такие биотопические приспособления выступают особенно резко.

Характерно, что в обзоре зонального распространения «биологических форм» грызунов Монголии А. Г. Банников (1947, 1954) прямо указывает, что «...в зоне (той или иной.— *Н. К.*) оказываются господствующими формы с определенным набором биологических особенностей», и приводит убедительные примеры закономерной приуроченности их к определенным зонам и поясам, т. е. по сути дела к определенным комплексам биотопов.

Заканчивая обзор представлений советских экологов по этому вопросу, мы должны подчеркнуть, что, несмотря на указанные выше расхождения в трактовке роли различных факторов среды в формировании «жизненных форм», в основе этих взглядов лежит материалистическое представление о сходном влиянии среды на различные организмы.

В противоположность этому зарубежные экологи, исходя из релятивистских концепций западной философии, приходят к отрицанию указанной закономерности. Так, Мэсон и Лангенхейм (H. Mason and J. Langenheim, 1957) утверждают, что понятия «среда» и «фактор среды» применимы только к данному организму, одному виду или его отдельной популяции и не имеют смысла по отношению к разным видам, даже обитающим совместно, или тем более к биоценозу. Такое заблуждение — логический конец рассуждений некоторых биологов о нецелесообразности выделения «жизненных форм» организмов.

Полагая, что расширение представлений о «жизненных формах» животных различных ландшафтных зон нашей страны способствует более глубокому познанию путей возникновения адаптивных признаков и других закономерностей взаимоотношений организма и внешней среды, авторы этой статьи излагают в ней данные, полученные при изучении экологии грызунов, обитающих в пустынях Туркмении. В основу этого анализа были положены материалы о размещении по биотопам, об особенностях питания и других экологических и физиологических признаках шести наиболее обычных здесь видов грызунов, а именно — тонкопалого и желтого сусликов, мохноногого тушканчика, тарбаганчика, большой и краснохвостой песчанок.

2. Материал и методика исследований

Приводимые материалы по распространению грызунов и особенностям их образа жизни в условиях природы явились результатом исследований второго автора статьи, в течение 10 лет работавшего в Туркмении (Нургельдыев, 1950, 1950а, 1952, 1956, 1956а), и наблюдений третьего участка этой работы в Кара-Кумах и на прикопетдагских такырах в 1950—1952 и 1954—1956 гг. (Скворцов, 1955, 1959), а также результатом анализа обширных литературных данных. Эколого-физиологические особенности грызунов изучались двумя авторами статьи (Калабухов, 1929, 1956, 1957; Скворцов, 1955, 1958). Кроме того, были обработаны некоторые данные по физиологии тонкопалого и желтого сусликов, полученные В. П. Козакевичем (1956), С. А. Секуновой и Т. Б. Токкаевым.

Мы изучали сусликов, тушканчиков и песчанок — формы, относящиеся к одной систематической и биологической группе, но обитающие на двух наиболее типичных для пустынь Туркмении биотопах, именно: на относительно рыхлых почвах — песках и на плотных глинистых и щебнистых почвах, в частности — на такырах. Мозаика песчаных массивов и вкрапленных в них участков глинистой и щебнистой степи разной величины или сочетание огромных такыров прикопетдагских равнин с ограничивающими их песчаными барханами — типичные черты пустынь Туркмении (Кашкаров и Курбатов, 1929; Кашкаров и Коровин, 1936; Виноградов, 1948; Федорович, 1950; Формозов, 1955).

Взятые нами для исследования три пары видов грызунов приурочены соответственно: один из каждой пары — к пескам, а второй — к плотным почвам. Тонкопалый суслик, мохноногий тушканчик и большая песчанка представляют собой «песчаные» формы, в то время как желтый суслик, тарбаганчик и краснохвостая песчанка — обитатели биотопов с плотными почвами.

Две группы «жизненных форм» сусликов, тушканчиков и песчанок представлены видами, не близкими в систематическом отношении, а являются представителями либо разных родов, как, например, песчанки (Rhombomys и Meriones), либо даже разных подсемейств (суслики — Spermophilopsinae и Marmotinae и тушканчики — Dipodinae и Allactaginae) (Огнев, 1940, 1947, 1948; Виноградов и Громов, 1952).

3. Морфологические особенности грызунов, обитающих в песках и на плотных почвах

Морфологические особенности зверьков, обитающих в песчаных пустынях и на плотных почвах, выражены достаточно хорошо. На рис. 1 изображены основные особенности строения тела, а также распределения и окраски шерстного покрова изученных видов.

Песчаная светлая окраска тонкопалого суслика, мохноногого тушканчика и большой песчанки резко отличает их от серовато-бурой окраски меха тарбаганчика и краснохвостой песчанки. Лишь у желтого суслика это отличие в окраске от песчаных форм выражено в меньшей степени.

Не менее резко бросаются в глаза особенности пропорций тела песчаных грызунов, отличающихся от обитателей плотных почв, в частности, большей длиной и шириной ступней ног и наличием на них щеток жестких волос, представляющих собой настоящие песчаные лыжи (Фаусек, 1906; P. A. Buxton, 1923; Кашкаров и Коровин, 1936; Виноградов, 1948).

На рис. 2 дано сравнение строения задней ступни ног шести изученных нами видов грызунов. Привлекает внимание также и то, что отношение длины хвоста к длине тела у песчаных зверьков иное, чем у обитателей плотных почв. Очевидно, это вызвано тем, что, несмотря на несомненное различие в характере передвижения представителей трех биологических групп грызунов (суслики, тушканчики и песчанки), значение хвоста как части тела, играющей роль при передвижении — при беге, рикошетирующих прыжках или скачках,— неодинаково на рыхлом песчаном или плотном грунтах. Хвост тонкопалого суслика относительно короче, чем желтого, у мохноногого тушканчика — короче, чем у тарбаганчика, и у большой песчанки — короче, чем у краснохвостой (рис. 1). Хвосты песчаных зверьков значительно толще, чем у обитающих на плотных почвах, и покрыты у них, как и ступни задних ног, более длинными и жесткими волосами, особенно на конце, где они образуют у сусликов и тушканчиков кисточку или «знамя».

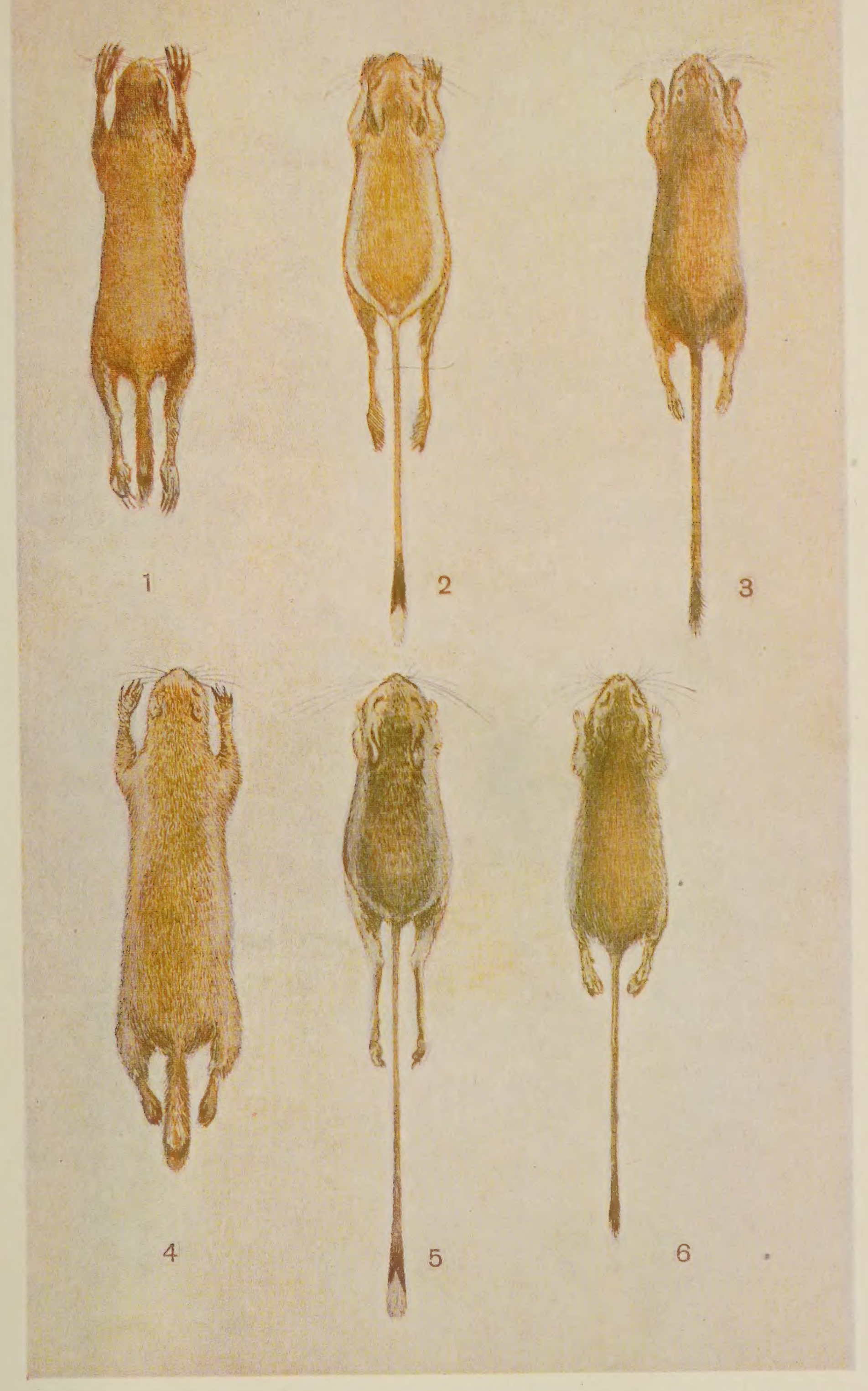
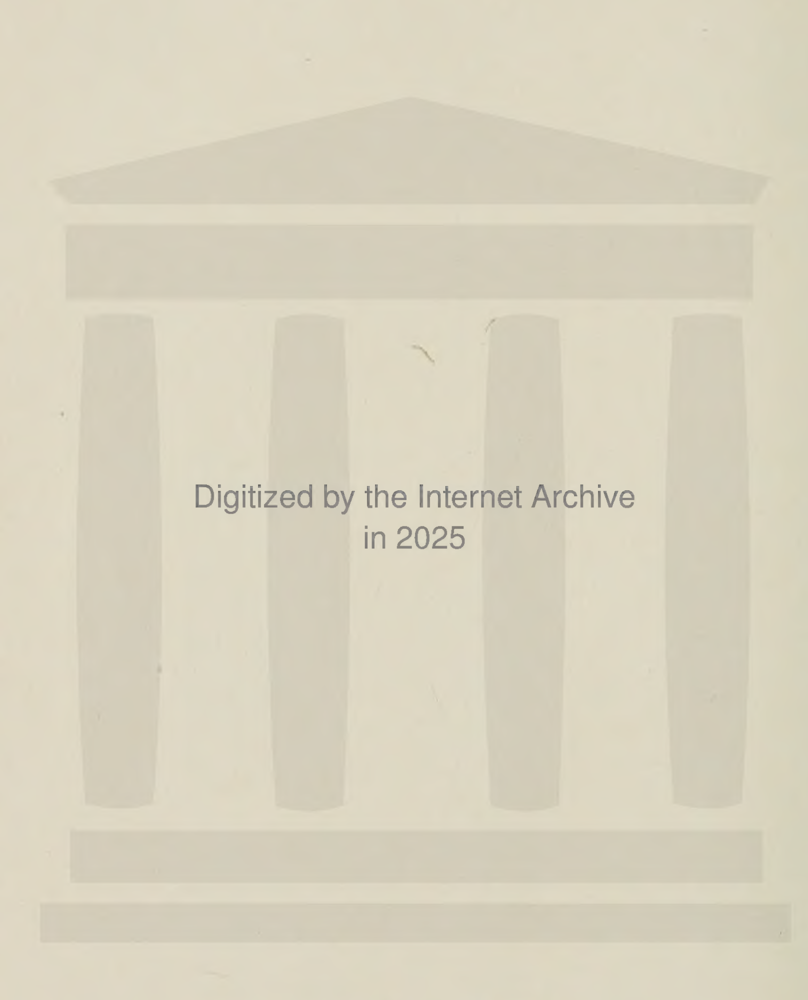


Рис. 1. Соотношение пропорций тела и конечностей и распределение и окраска шерстного покрова в летний период у песчаных грызунов (верхний ряд) и у обитателей плотных почв (нижний ряд)

1 — суслик тонкопалый, *2* — тушканчик мохноногий, *3* — песчанка большая, *4* — суслик желтый, *5* — тарбаганчик, *6* — песчанка краснохвостая (рис. Г. Г. Русецкой)



Digitized by the Internet Archive
in 2025

https://archive.org/details/zoologicheskii-zhurnal_1958_37_3

Весьма характерна для песчаных зверьков резкая смена покровов по сезонам, приводящая к тому, что в летний период они в течение нескольких месяцев покрыты весьма коротким и редким мехом и, наоборот, осенью и зимой носят длинный и густой теплый наряд. Подобного рода смены шерстного покрова с сохранением «летней одежды» в течение длительного срока нет ни у одного из обитателей плотных почв. У них после периода сбрасывания зимнего меха весной сразу же начинается

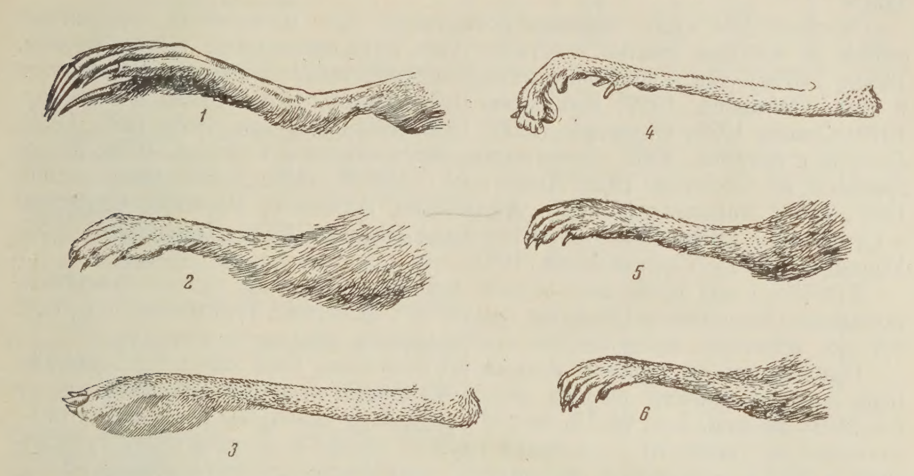


Рис. 2. Особенности строения задних конечностей у грызунов — обитателей песков и плотных почв

1 — суслик тонкопалый, *2* — суслик желтый, *3* — тушканчик мохноногий, *4* — тарбаганчик, *5* — песчанка большая, *6* — песчанка краснохвостая (по В. Фаусеку, 1906, Б. С. Виноградову и И. М. Громову, 1952, и препаратам; рис. Г. Г. Русецкой)

постепенный рост нового шерстного покрова, оканчивающийся лишь к осени. Эта разница в ходе линьки особенно хорошо выражена у тонкопалого и желтого сусликов (Наумов и Спангенберг, 1929; Орлов, 1929; Гептнер, 1930; Гринберг, Калабухов и Никольский, 1930; Лавров и Наумов, 1933).

Напомним, что это отличие — четкая смена зимнего и летнего меха — характеризует большинство не впадающих в спячку млекопитающих, в то время как для зимоспящих зверьков характерна резкая смена мехового покрова только весной (Кузнецов, 1941; R. Hansen, 1954; Калабухов, 1956).

Соответствие окраски покровов песчаных животных общему фону субстрата, на котором они обитают, а также особенности строения их тела, в частности конечностей, облегчающие передвижение по песку и сооружение в нем убежищ, характерны не только для млекопитающих; эти особенности проявляются в той или иной степени также у пресмыкающихся и насекомых пустыни (Фаусек, 1906; Бэкстон, 1923; Кашкаров и Коровин, 1936; Виноградов 1948; Рустамов, 1955; Формозов, 1955, 1956), что свидетельствует о глубокой зависимости морфо-биологических изменений самых различных животных от условий существования на песчаных биотопах.

У обитателей плотных почв эти специфические приспособления обычно отсутствуют, а у видов более эвритопных, как, например, желтый суслик, проникающих с участков степи и на закрепленные пески (Наумов и Спангеберг, 1929; Орлов, 1929; Огнев, 1947; Нургельдыев, 1956, 1956а), «песчаные» признаки также выражены, но в слабой степени.

Как мы увидим далее, эти особенности строения тела, структуры и окраски шерстного покрова тесно связаны с существенными эколого-физиологическими особенностями разных «жизненных форм» грызунов.

4. Особенности питания грызунов

Исходя из того, что представление о решающем значении трофических связей животных для возникновения «жизненных» или «биологических форм» весьма распространено в экологической литературе, мы прежде всего обратили внимание на особенности питания изучаемых видов грызунов.

Основой для этого анализа послужили как материалы, собранные одним из авторов статьи, частично уже опубликованные (Нургельдыев, 1950а, 1956а), так и многочисленные литературные источники (Кашкаров и Лейн-Соколова, 1927; Кашкаров и Курбатов, 1929; Огнев и Гептнер, 1929; Орлов, 1929; Формозов, 1929, 1955, 1956; Гептнер, 1929, 1930, 1956; Лавров и Наумов, 1932; Виноградов, Аргиропуло и Гептнер, 1936; Виноградов и Аргиропуло, 1938; Андрушко, 1939; Кузякин, 1939; Огнев, 1940, 1947, 1948; Виноградов, 1948; Афанасьев, Бажанов, Корелов, Слудский и Страутман, 1953; Крылова, Шилова и Шилов, 1954; Дементьев, 1955; Ходашова, 1953; Стальмакова, 1954).

В табл. 1 мы приводим сводку данных о видовом составе растений, поедаемых различными видами грызунов в условиях Туркмении, в табл. 2 тот же материал представлен показателями общности питания.

Приводимые материалы весьма поучительны. Они характеризуют степень приуроченности разных видов грызунов к песчаным биотопам и плотным почвам. Так, 64,7% видов поедаемых типичным псаммофилом — тонкопалым сусликом — растений служат пищей и мохноногому тушканчику, а 70,5% — большой песчанке. У тонкопалого суслика только 32,3% видов кормовых растений, общих с желтым сусликом, 26,5% — с краснохвостой песчанкой и 14,7% — с тарбаганчиком. У мохноногого тушканчика число видов растений, общих с тонкопалым сусликом и с большой песчанкой, составляет 66,6%, с желтым сусликом — 27,3%, с тарбаганчиком — 18,1% и с краснохвостой песчанкой — 36,4%.

Лишь у большой песчанки эта общность питания с другими псаммофилами выражена в меньшей степени, составляя от 28,9 до 31,5% видов растений, поедаемых ею, но в то же время индекс общности для этого грызуна и обитателей плотных почв ниже — от 14,4 до 26,3%.

Из обитателей плотных почв наименьшая степень общности питания с тонкопалым сусликом и мохноногим тушканчиком обнаружена у краснохвостой песчанки (22,5—30,0%) и у тарбаганчика (31,2—37,5%), в то время как с большой песчанкой у них больше общих видов растений, служащих пищей (68,7—50,0%). Желтый суслик, лишь иногда проникающий на такыры, поедает 12,5% видов растений, служащих пищей тарбаганчику, в то время как с краснохвостой песчанкой эта степень общности у тарбаганчика равна 62,5%.

Будучи в этой группе относительно эвритопным видом, желтый суслик имеет много общих кормовых растений с псаммофилами — тонкопалым сусликом и мохноногим тушканчиком (42,8—52,3%), а с большой песчанкой даже 66,6%. Краснохвостая песчанка имеет общих кормовых растений с большой песчанкой — 50%, с мохноногим тушканчиком — 30% и с тонкопалым сусликом — 22,5%, с тарбаганчиком — лишь 25,0 и с желтым сусликом — всего 12,5%.

Следовательно, если исходить из представлений о том, что решающими признаками для выделения «жизненных форм» являются особенности питания зверьков, то этот критерий полностью оправдывает выделение двух песчаных видов — тонкопалого суслика и мохноногого тушканчика, а также отнесение к обитателям плотных почв тарбаганчика. Желтый же суслик, большая и краснохвостая песчанки, обитая часто на закрепленных песках, по их кромке и на окраине такыров, естественно имеют много общего в видовом составе растительной пищи. Тем не менее другие особенности питания хорошо отличают эти виды. Так, краснохво-

Таблица 1

Растения, поедаемые тонкопалым и желтым сусликами, мохноногим тушканчиком и тарбаганчиком, большой и краснохвостой песчанками в условиях Туркмении и Казахстана

Виды растений	Тонкопалый суслик	Мохноногий тушканчик	Большая песчанка	Желтый суслик	Тарбаганчик	Краснохвостая песчанка
Песчаная осока (Carex physodes M. B.)	+++*	+++	+++	+++	—	++
Пустынная осока (C. pachystylis Gay.)	++	++	++	+++	—	—
Мятлик живородящий (Poa bulbosa L.)	+++	—	+	—	++	+++
Мортук пшеничный [(Eremopyron triticeum Nevski]	—	—	+	—	—	—
Пырей мохнатый [E. hirsutum (Bertol) Nevski]	+	—	+	+	—	—
Пырей восточный [E. orientale (L.) Jaub. et Spach.]	+	—	+	+	—	—
Пырей расставленный [E. distans (C. Koch) Nevski]	—	++	+	—	—	+
Пырей Бонапарта [E. Buonopartis (Speng) Nevski]	—	—	+	—	++	+
Костер Дантона (Bromus Danthoniae Trin.)	+	++	+	—	+	++
Костер шелковистый (B. siriceus Drob.)	—	—	+	—	—	—
Костер кровельный (B. tectorum L.)	+	—	+	+	—	—
Костер кистистый (B. racemosus L.)	—	—	—	—	—	—
Гусиный лук (Gagea divaricata Rgl.)	++	—	+	++	—	—
Гусиный лук сетчатый [G. reticulata (Pall.)]	—	—	—	—	—	+
Лук (G. graminifolia Vbed.)	—	—	+	—	+	++
Лук афганский (G. afghanica Terr.)	—	—	+	—	+	—
Лук албанский (Allium albanum Grossh.)	—	—	—	—	—	+
Лук каспийский [A. caspium (Pall.) M. B.]	++	++	—	—	—	—
Лук Аджува (A. fibrosum Rgl.)	—	—	—	—	—	++
Лук песчаный (A. sabulosum Stev)	++	+	—	—	—	—
Лук (Allium L. sp.)	—	—	—		—	—
Малькольмия Бунге (Malcolmia Bungei Boiss.)	+	+	—	—	—	—
Малькольмия африканская [M. africana (L.) R. Br.]	—	—	+	—	—	+
Малькольмия крупноцветная [M. grandiflora (Bge.) O. Ktzl.]	+	—	+	—	—	—
Вьюнок (Convolvulus divaricatus Bge. et Schmalh.)	—	—	+	—	—	—
Вьюнок Королькова (C. Korolkovii Bge. et Schmalh.)	+	—	+	—	—	—
Эбелек Туркестанский (Ceratocarpus turkestanicus Sav. Ruez.)	—	—	+	—	—	+
Эбелек песчаный (C. arenarius L.)	—	—	+	—	—	+
Мак павлиный (Papaver pavonium Schrenk)	+	++	+	—	—	+
Кузиния [Cousinia bipennata Boiss.)	+	++	++	+	—	++
Кузиния [C. simplicior (Trautv.) Ius.]	—	—	—	+	—	+
Дарждаван (C. tenella Fisch et Mey.)	—	—	+	—	—	—
Дикая морковь [Schumannia Karelini (Bge.) Eug. Kor.]	+	++	—	—	—	—
Селин Карелина [Aristida Karelini (Trin. et Rupr) Roshev.]	+	+	++	++	—	—
Селин перистый (A. pennata Trin.)	—	+	++	++	—	—
Молочай (Euphorbia densa Schrenk)	—	—	+	—	—	—
Молочай Турчанинова (E. Turczaninovii Kar. et Kir.)	—	—	—	+	—	—
Молочай (E. cheirolepis Fisch. et Mey.)	+	—	+	—	—	—
Лебеда (Atriplex L. sp.)	—	—	—	—	+++	+
Лебеда татарская (A. tatarica L.)	—	—	+	—	++	—
Лебеда (A. dimorphostegia Kar. et Kir.)	—	—	—	—	—	+
Ромашка [Matricaria lamellata (Bge.).]	—	—	+	+	—	++

Виды растений	Тонкопалый суслик	Мохноногий тушканчик	Большая песчанка	Желтый суслик	Тарбаганчик	Краснохвостая песчанка
Тюльпан согдианский (Tulipa Sogdiana Merckl.)	+++	+	—	—	—	++
Тюльпан (T. Buhseana Boiss.)	+++	+	—	—	—	—
Крестовик малозубчатый (Senecio subdentatus Ldb.)	—	++	+	—	—	—
Плоскоплодник линейнолистный [Meniocus linifolius (Stenh) D. C.]	+	—	—	—	—	—
Нонеа каспийская [Nonnea caspica (Willd) D. Dom.]	—	+	+	—	—	—
Рогоглав серповидный (Ceratocephalus falcatus Pers.)	—	—	+	—	—	—
Липучка полуголая [Lappula semiglabra (Ldb). Gurke]	—	—	—	+	+	—
Солянка (Salsola aperta Pauls.)	—	—	—	+	—	—
Солянка туркестанская (S. turkomanica Litv.)	—	—	—	—	—	++
Солянка корявая (S. rigida Pall.)	—	—	+	—	—	+
Черкез (S. Richteri Karel.)	+	++	+++	—	++	+
Боялыч (S. arbuscula Pall.)	—	+	+	—	++	+
Солянка (S. gemmascens Pall.)	—	—	+	—	—	+
Солянка гребневидная (S. carinata C. A. M.)	—	—	+	—	—	—
Солянка обызвествленная (S. sclerantha C. A. M.)	—	—	+	—	—	—
Схимус арабский (Schimus arabicus Nels.)	—	—	—	+	—	—
Простолистник (Haplophyllum ramosissimum Vved.)	—	—	+	—	—	—
Простолистник (H. obtusifolium Ldb.)	—	—	+	—	—	—
Леонтика Эверсманова (Leontice Ewersmannii Bge.)	+++	—	+++	—	—	—
Эфедра (Ephedra strobilacea Bge.)	+	—	+	—	—	—
Полынь (Artemisia terrae albae ssp. Massagetovi H. Krasch.)	—	—	+	—	—	—
Полынь морская (A. herba alba Asso.)	—	+	+	—	+++	++
Гармала (Peganum Harmala L.)	—	—	—	—	++	+
Василек низкий (Centaurea depressa M. B.)	—	—	—	—	—	+++
Центаурея (C. Behen L.)	—	—	—	—	—	+++
Горчак ползучий (C. picris Pall.)	—	—	—	—	—	++
Косточка туркменская (Amygdalis turkomanica Lincz.)	—	—	—	—	—	+
Солнцецвет [Helianthemum salicifolium (L.) Mill.]	—	—	—	—	—	++
Люцерна маленькая (Medicado minima L. Grutberg.)	—	—	—	—	—	++
Эгилопс растопыренный (Aegilops squarrosa L).	—	—	—	—	—	+
Вьюнок (Convolvulus pseudocantabrica Schrenk)	—	—	—	—	—	+
Житняк черепичатый (Agropyrum cristatum L. Gaertn.)	—	—	—	—	—	+
Тонконог [Koeleria phleoides (Vilf.) Pers.]	—	—	—	—	—	+
Зосимия полынолистная (Zosimia absinthifolia D. C.)	—	—	—	—	—	+
Якорец наземный (Tribulus terrestris L.)	—	—	—	—	+++	+++
Яндак (Alhagi persarum Boiss. et Buhse)	—	—	—	—	+++	+++
Песчаная акация (Ammodendron Conollyi Bge.)	+++	+++	+++	—	—	—
Белый саксаул (Haloxylon persicum Bge.)	++	+++	+++	+	—	—
Черный саксаул [Haloxylon aphyllum (Minkv.) Hgm]	+	++	—	+	—	—
Астрагал малопарный (Astragalus paucijugus C. A. M.)	+	+	+	+	—	+
Астрагал однолисточковый (A. unifoliatus Bge.)	—	—	—	—	—	+

(Продолжение табл. 1)

Виды растений	Тонкопалый суслик	Мохноногий тушканчик	Большая песчанка	Желтый суслик	Тарбаганчик	Краснохвостая песчанка
Астрагал туркменский (A. turkomanicus Bge.)	—	+	+	+		+
Джузгун (Calligonum setosum Litv.)	+	+	+	—	—	+
Джузгун (C. caput Medusae Schrenk)	+	+	+	—	+	—
Джузгун (C. eriopodium Bge.)		+	+	—	+	—
Джузгун (C. arborescens Litv.)	+	+	+	—	—	—
Джузгун (C. microcarpum Borszsz.)	+	+	—	—	—	—
Джузгун (C. elatum Litv.)	+	—	—	—	—	—
Борджок (Sideritis montana L.)	—	—	+	—	—	+
Мох черный (Tortula desertorum Broth.)	—	—	—	—	—	+
Горяниновия (Horaninovia ulicina Fisch. et Mey.)	—	+	+	—	—	—
Гиргенсония [Girgensohnia oppositiflora (Pall.) Fenzl.]	—	—	+	—	—	—
Кохия звездчатая [Kochia Schrenkiana (Mog) Iljin.]	—	—	+	—	—	—
Эхинопсилон широколистый (Bassia latifolia)	—	—	+	—	—	—
Вайда фиалковидная (Isatis violascens Bge.)	—	—	+	—	—	—
Завиток пустынный (Streptoloma desertorum Bge.)	—	—	+	—	—	—
Бумагоплодник плоский (Chartoloma platycarpum Bge.)	—	—	+	—	—	—
Гитарник весенний (Cithareloma vernum Bge.)	—	—	+	—	—	—
Верблюдка волосистая [Corispermum papillosum (O. Kze) Iljin]	—	+	+	—	—	—
Арнебия роговидная (Arnebia cornuta Fisch. et Mey.)	—	—	++	—	—	—
Арнебия простертая [A. decumbeus (Vent) Coss. et Kralik]	—	—	++	—	—	—
Шерстоплодник Лемана (Lachnoloma Lehmanni Bge.)	—	—	+	—	—	—
Песколюб (Psammogeton setifolium Boiss.)	—	—	+	—	—	—
Паракариум (Paracaryum intermedium Fressen Lipsky.)	—	—	+	—	—	—
Подорожник пушистоголовый (Plantago lagocephala Bge.)	—	—	+	—	—	—
Амбербоа туранская (Amberboa turanica Iljin.)	—	—	+	—	—	—
Кельпиния линейчатая (Koelpinia linearis Pall.))	—	—	+	—	—	—
Биюргун [Anabosis salsa (C. A. M.) Bent.]	—	—	+	—	—	—
Биюргун безлистый (Anabasis aphylla L.)	—	—	+	—	—	—
Биюргун нителистный [Leptaleum filifolium (Willd) D. C.]	—	—	+	—	—	—
Толстокрыл [Pachypterygium multicaule (Kar. et Kir.) Bge.]	—	—	+	—	—	—
Крестовник пустынный (Senecio coronopifolius Desf.)	—	—	+	—	—	—
Пажитник Ноена (Trigonella Noeana Boiss.)	—	—	+	—	—	—
Кумарчик малый (Agrophyllum minus Fisch.)	—	—	+	—	—	—
Серпоносик песчаный (Spyrrorhinchus sabulosus Kar. et Kir.)	—	+	—	—	—	—
	—	+	—	—	—	—

* +++ поедается грызуном охотно, ++ поедается обычно, + поедается редко, — не поедается.

стая песчанка, будучи относительно всеядной и питаясь побегами, семенами и подземными частями (клубнями и луковицами) растений, резко

отличается от большой песчанки тем, что не употребляет в пищу стеблей саксаула.

Несомненно, что способность заготовлять запасы диких растений, и в особенности их зеленых частей в виде сена, у краснохвостой песчанки

Таблица 2

Степень общности питания грызунов различными видами растений

Вид грызуна	Тонкопалый суслик (34)*	Мохноногий тушканчик (33)	Большая песчанка (76)	Желтый суслик (21)	Тарбаганчик (16)	Краснохвостая песчанка (40)
Тонкопалый суслик	—	22/66,6	24/31,5	11/52,3	5/31,2	9/22,5
Мохноногий тушканчик	22**/64,7	—	22/28,9	9/42,8	6/37,5	12/30,0
Большая песчанка	24/70,5	22/66,6	—	14/66,6	11/68,7	20/50,0
Желтый суслик	11/32,3	9/27,3	14/18,4	—	2/12,5	5/12,5
Тарбаганчик	5/14,7	6/18,1	11/14,4	2/9,5	—	10/25,0
Краснохвостая песчанка	9/26,5	12/36,4	20/26,3	5/24,3	10/62,5	—

* В скобках указано общее число видов растений, служащих пищей.

** Числитель — абсолютное число видов, знаменатель — то же в процентах к общему числу видов, поедаемых данным грызуном.

выражена в более слабой степени, чем у большой, хотя очевидно, что первый вид заготовляет значительные количества семян диких и культурных растений (Огнев и Гептнер, 1929; Виноградов, Аргиропуло и Гептнер, 1936; Виноградов, 1948; Крылова, Шилова и Шилов, 1954). Точно так же желтый суслик, подобно другим степным видам этой группы,— в основном зеленоядный вид, поедающий сочные побеги, плоды и цветы вегетирующих растений и впадающий поэтому в летнюю спячку вслед за высыханием эфемерной растительности (Кашкаров и Лейн-Соколова, 1927; Калабухов, 1929, 1956; Афанасьев, Бажанов, Корелов, Слудский и Страутман, 1953; Нургельдыев, 1956а; Козакевич, 1956). Тонкопалый же суслик, относительно всеядный и в период вегетации, во время летней засухи и в зимние месяцы выкапывает в песках подземные части эфемерных и эфемероидных растений и, будучи обеспечен таким образом в течение всего года сочной питательной пищей, остается активным весь год (Лавров и Наумов, 1933; Кашкаров и Коровин, 1936; Виноградов и Аргиропуло, 1938; Огнев, 1940; Виноградов, 1948; Афанасьев, Бажанов, Корелов, Слудский и Страутман, 1953).

Эти данные, несомненно, говорят о том, что иногда сходство видового состава кормовых растений у некоторых зверьков, как, например, у желтого суслика, большой и краснохвостой песчанок, еще не определяет истинного сходства их питания.

5. Суточный и сезонный цикл активности грызунов

Одним из существенных экологических признаков различных видов животных и, в частности, грызунов является характер распределения их активности в течение суток (Калабухов, 1939, 1946, 1950, 1951; Наумов, 1948, 1955). Поэтому мы считали нужным сравнить особенности суточной активности изучаемых зверьков в различные сезоны, как по данным, установленным в условиях Туркмении вторым автором этой статьи (Нургельдыев, 1950а, 1956а), так и по материалам других исследователей

(Кашкаров и Лейн-Соколова, 1927; Кашкаров и Курбатов, 1929; Орлов, 1929; Лавров и Наумов, 1932; Кузякин, 1939; Виноградов, 1948; Козакевич, 1956).

На рис. 3 изображены кривые активности двух дневных форм — желтого и тонкопалого сусликов в один и тот же период, в мае 1953 г., отражающие значительные различия в реакции грызунов этих видов на

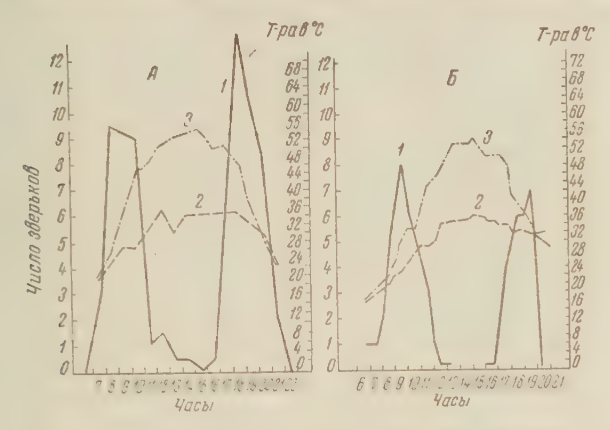


Рис. 3. Распределение дневной активности тонкопалого (*А*) и желтого (*Б*) сусликов в мае в условиях Туркмении (по данным О. Н. Нургельдыева)

1 — число зверьков, *2* — температура воздуха, *3* — температура почвы

изменение температуры воздуха в течение дня. Понижение активности тонкопалых сусликов в наиболее жаркое время дня — между 11 и 16 часами — ясно выражено, хотя и в этот период на поверхности земли наблюдались некоторые зверьки; наземная же деятельность желтого суслика от 12 до 16 часов полностью прерывается, а основная часть его популяции не активна еще более длительный период — от 10 до 17 часов.

На рис. 4 приведены данные о сезонных сдвигах активности у тонкопалого суслика в Туркмении, полученные вторым из авторов, и у желтого суслика в Волжско-Уральских песках, по В. П. Козакевичу (1956). Приведенные данные говорят о менее значительных сезонных сдвигах активности у тонкопалого суслика по сравнению с желтым, даже в период, когда последний не впадает в спячку. Впадение желтых сусликов в спячку в конце мая — начале июня и пребывание их в оцепенении до конца февраля еще более резко отличает характер активности двух сравниваемых видов сусликов. Наконец, очевидно, что характер суточной и сезонной активности у желтых сусликов меняется более резко, чем у тонкопалых, в зависимости от эколого-географических условий существования, как указывают данные Е. И. Орлова (1929) для западной границы ареала этого вида, Ю. М. Ралля, М. П. Демяшева и М. В. Шейкиной (1931) и В. П. Козакевича (1956, 1958) для Волжско-Уральских песков, Д. Н. Кашкарова и Л. В. Лейн-Соколовой (1927) и О. Н. Нургельдыева (1956а) для Средней Азии.

Хотя мохноногий тушканчик и тарбаганчик принадлежат к ночным видам и поэтому не удалось точно проследить особенности в характере их активности, несомненно, что у тарбаганчика, обитающего на плотных почвах, зависимость от влияния условий среды выражена в большей степени, чем у мохноногого тушканчика. Так, очевидно, что понижение температуры ниже 0° в условиях Туркмении не влияет на активность мохноногих тушканчиков, в то время как менее значительное охлаждение тарбаганчиков — всего до +5 — +7° уже вызывает у них впадение в спячку (Виноградов и Аргиропуло, 1938; Скворцов, 1955, 1957).

Весьма интересны также отличия в характере суточной активности большой и краснохвостой песчанок. Большая песчанка, как известно,— дневной вид, избегающий появляться на поверхности земли лишь в самое жаркое время дня, в то время как краснохвостая песчанка там, где она обитает отдельно от большой, т. е. на типичных для нее плотных глинистых и щебнистых почвах, бывает активна летом обычно в ночные и сумеречные часы.

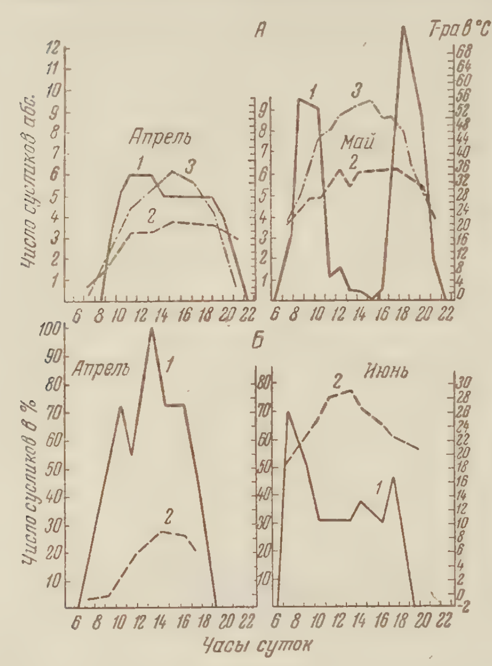


Рис. 4. Сезонные изменения активности тонкопалых сусликов (А) в условиях Туркмении (по О. Н. Нургельдыеву) и желтых сусликов (Б) в Волжско-Уральских песках (по В. П. Козакевичу, 1950, 1958)

Обозначения те же, что на рис. 3

Дневная активность большой песчанки в зимний период, так же как в холодные, ветреные и дождливые дни в теплое время года, как известно, резко понижается, и зверьки, особенно при наличии морозов и глубокого снежного покрова, не выходят из нор в течение длительного времени (Виноградов и Аргиропуло, 1938, Крылова, Шилова и Шилов, 1954). Краснохвостая же песчанка в зимний период, а также в холодные дни весной и осенью ведет дневной образ жизни. Обитая в колониях больших песчанок на кромке песков или на небольших такырах, вкрапленных в песчаные массивы, этот вид бывает активным в дневное время и летом (Кузякин. 1939; Нургельдыев, 1950а).

Таким образом, резкие особенности суточного цикла активности двух видов песчанок выражены в необычайном консерватизме поведения больших песчанок, появляющихся на поверхности земли только в дневные часы и только при определенных оптимальных условиях погоды и «отсиживающихся» в норах как в жаркое время дня летом, так и в холодную погоду, и, наоборот, в необычайной пластичности поведения краснохвостых песчанок, ведущих то ночной, то сумеречный, то дневной образ жизни в зависимости от времени года, метеорологических условий и обитания вдали или рядом с колониями больших песчанок.

Постоянство приуроченности цикла активности во всех условиях и во все сезоны года к одному и тому же времени суток, очевидно, характерно для песчаных грызунов, хотя абсолютная длительность периода их пребывания на поверхности земли и зависит от метеорологических условий; у обитателей же плотных почв наблюдаются резкие сезонные сдвиги в их активности на поверхности почвы, определяемые или впадением в спячку (желтый суслик и тарбаганчик), или изменением распределения активности в течение суток — превращением ночного вида в дневной и наоборот (краснохвостая песчанка).

6. Особенности терморегуляции грызунов

Приведенные выше данные об особенностях строения тела, сезонной смены шерстного покрова и суточного цикла активности грызунов, обитающих на песчаных и глинистых или щебнистых почвах, позволяют прийти

к выводу о неодинаковой их чувствительности к воздействию температуры среды. Специальные исследования по терморегуляции тушканчиков и песчанок, выполненные нами в 1954—1956 гг. (Калабухов, 1956а, 1957; Скворцов, 1955, 1958), и некоторые данные, полученные по той же методике для тонкопалого суслика в условиях Туркмении С. А. Секуновой и Г. Б. Токкаевым, а также для желтого суслика в Волжско-Уральских песках В. П. Козакевичем (1956, 1958), подтвердили эти предположения. На рис. 5 отражено влияние температуры среды на потребление кислорода примерно в одни и те же периоды цикла жизни сусликов: в феврале и апреле для туркменских тонкопалых, в марте и июне для желтых сусликов из Западного Казахстана.

Такое сравнение вполне возможно; хотя в Туркмении сходные изменения в организме желтых сусликов происходят в более ранние календарные сроки, чем в Западном Казахстане, но основная закономерность их сохраняется, ибо и здесь этот грызун впадает в летнюю спячку, переходящую в зимнюю (Ралль, Демяшев и Шейкина, 1931; Козакевич, 1956, 1958).

Прежде всего следует отметить более резкие сезонные сдвиги уровня обмена у тонкопалого суслика по сравнению с желтым в период активности последнего, очевидно, связанные с резкими же сезонными изменениями особенностей их физической терморегуляции. У тонкопалых сусликов, одетых в феврале в густой и длинный зимний мех, в этот период наблюдается и более высокий уровень обмена веществ. В это же время тонкопалый суслик очень чувствителен к перегреву. В двух случаях при определении уровня потребления кислорода при 40° уже после 15—20 мин. пребывания в этих условиях наблюдалось повышение температуры тела грызунов до 41,7—42° и их гибель.

Наоборот, летом у одетых в редкий и короткий мех тонкопалых сусликов отмечается более низкий уровень обмена веществ при высокой температуре, чем в конце зимы, и ярко выраженное нарушение химической терморегуляции при их охлаждении до 15—5°. При температуре же от 20 до 30° у тонкопалых сусликов летом четко проявляется химическая терморегуляция [1].

Общая картина сезонных изменений интенсивности потребления кислорода у желтого суслика говорит о том, что у этого вида от весны к лету имеют место закономерные сдвиги химической терморегуляции, характерные также и для других зимоспящих млекопитающих (Калабухов, 1956а).

После пробуждения от спячки эти зверьки обладают достаточно выраженной химической терморегуляцией, хотя абсолютный уровень обмена веществ у них ниже, чем у тонкопалых сусликов (рис. 5). Но изменения этого показателя, наблюдаемые у желтых сусликов перед спячкой, совершенно не похожи на сезонные сдвиги у не впадающих в оцепенение тонкопалых. У желтого суслика в этот период почти полностью отсутствует способность к химической терморегуляции.

Наконец, очевидно, что в конце зимы у желтого суслика точка наименьшего уровня обмена веществ, т. е. «критическая», приходится на 30° и уже при 35° у этих зверьков имеет место повышение интенсивности дыхания, очевидно, связанное с испарением влаги с поверхности легких, как с одним из механизмов теплоотдачи при перегреве.

У тонкопалых же сусликов, как известно, имеющих обширную сеть потовых желез в коже, при 30° и выше в феврале наблюдалось усиленное потоотделение, вся поверхность их тела становилась влажной; очевидно, это приспособление и позволяет грызунам не реагировать на влияние вы-

---

[1] Данные о потреблении кислорода, полученные для 10 тонкопалых сусликов из Бухары, исследованных в Ленинграде (Слоним, 1952), приведены без указания сезона определения этого показателя и меха, в котором были грызуны. Тем не менее эти цифры укладываются в размах сезонной изменчивости, обнаруженной нами.

сокой температуры учащением дыхания. Если выразить показатели, приведенные на рис. 5, в процентах, чтобы сравнить интенсивность химической терморегуляции у двух видов сусликов, то можно обнаружить, что их отличия по этому показателю еще более резки, чем это можно обнаружить при сравнении абсолютного уровня потребления кислорода (рис. 6).

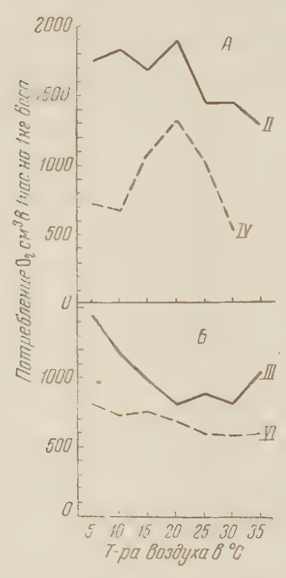


Рис. 5. Сезонные изменения уровня обмена веществ при разной температуре среды у тонкопалых сусликов (*А*) (по данным С. А. Секуновой и Т. Б. Токкаева) и у желтых сусликов (*Б*) (по В. П. Козакевичу, 1956, 1958)

Римскими цифрами обозначены месяцы

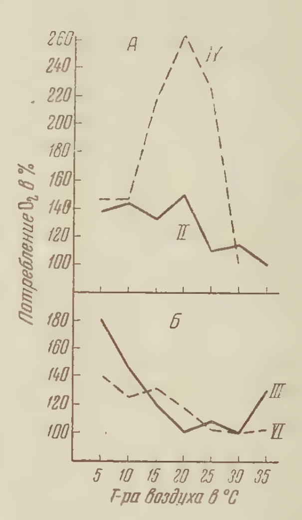


Рис. 6. Сезонные изменения химической терморегуляции у тонкопалых сусликов (*А*) (по данным С. А. Секуновой и Т. Б. Токкаева) и у желтых сусликов (*Б*) (по В. П. Козакевичу, 1956, 1958)

Обозначения те же, что на рис. 5

У желтого суслика способность к химической терморегуляции после пробуждения выражена значительно более ярко, чем перед спячкой; у тонкопалого же, как и у других гомотермных животных (птиц и млекопитающих), в период, когда они покрыты густым и длинным покровом, способность к химической терморегуляции менее выражена, чем летом, когда они носят короткий и редкий шерстный покров и имеют четко выраженную химическую терморегуляцию при температуре от 20 до 30°.

Сходная картина обнаружена у двух видов тушканчиков. Отсылая читателя к подробным данным Г. Н. Скворцова (1958), мы приводим на рис. 7 лишь показатели интенсивности химической терморегуляции для этих видов. Очевидно, что и здесь четкая сезонная смена шерстного покрова у мохноногих тушканчиков приводит к тому, что у зверьков в зимнем меху — осенью и в конце зимы (ноябрь - март) уровень химической терморегуляции значительно ниже, чем летом.

Привлекает внимание и тот факт, что у этого ночного зверька, подвергающегося и в летнее время воздействию относительно низкой температуры, не наблюдается нарушения терморегуляции при 15—5°, как у дневного вида — тонкопалого суслика. У зимоспящего же вида — тарбаганчика, как и у желтого суслика, эти сезонные различия интенсивности химической терморегуляции выражены не столь резко, причем, в отличие от суслика, после пробуждения из спячки (февраль—март) терморегуляция у этого тушканчика, как это отмечено и для тарбаганчиков из Астра-

ханской области Б. М. Михайловым (1956), выражена в меньшей степени, чем в летние и осенние месяцы.

Напомним, что Г. Н. Скворцов (1955, 1958) показал, что тарбаганчики уже при охлаждении их до 5—7° впадают в спячку, в то время как мохноногие тушканчики активны и при температуре ниже 0° (Виноградов и Аргиропуло, 1938; Скворцов, 1958).

Первый из авторов этой статьи, изучая влияние температуры среды на потребление кислорода и терморегуляцию у двух видов песчанок, обнаружил, что у больших песчанок уровень обмена веществ во все сезоны не-

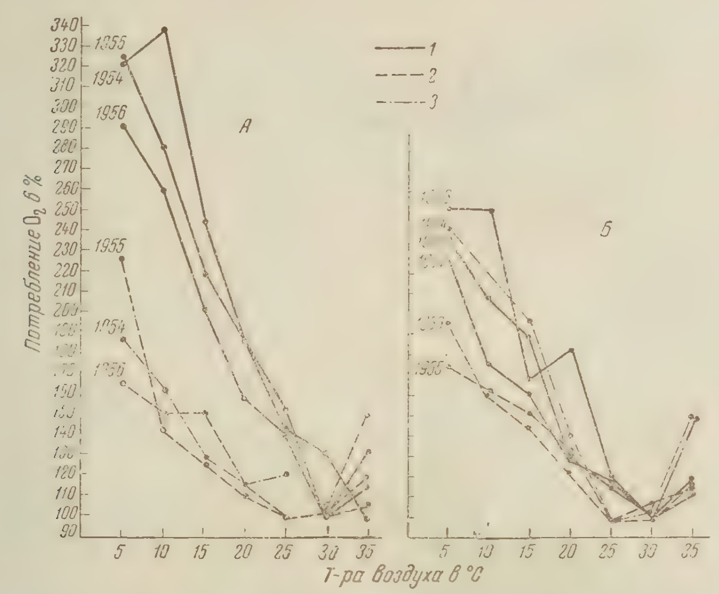


Рис. 7. Сезонные изменения химической терморегуляции у мохноногих тушканчиков (*А*) и тарбаганчиков (*Б*) (по Г. Н. Скворцову, 1958)

1 — июнь-июль, *2* — февраль-март, *3* — ноябрь

сколько ниже, чем у краснохвостых (рис. 8). При этом у больших песчанок, обитающих в зимний период в глубоких и теплых убежищах и не активных в холодные дни, в это время наблюдается закономерное понижение уровня обмена, по сравнению с летними показателями. У краснохвостых же песчанок, как и у других южных зверьков, активных на поверхности земли в зимний период (Калабухов, 1951, 1955; Ладыгина, 1952; Калабухов и Пряхин, 1954), в осенний период интенсивность потребления кислорода вначале возрастает и только потом, к концу зимы, после приобретения ими некоторых других приспособлений, понижается. Если у сусликов и тушканчиков мы наблюдаем несомненное сходство в характере реакции, с одной стороны, у двух не впадающих в спячку песчаных видов и с другой — у двух зимоспящих обитателей плотных почв, то отличия между большой и краснохвостой песчанками выражены менее четко. Все же и у большой песчанки уровень обмена веществ в летний период при высокой температуре (от 25 до 35°) всегда ниже, чем у краснохвостой песчанки, подобно тому как это же различие характерно для песчаных и зимоспящих сусликов и тушканчиков.

Сезонные изменения интенсивности химической терморегуляции у краснохвостых песчанок выражены весьма четко, что более соответствует сдвигам этого показателя у также не впадающих в спячку песчаных зверьков — тонкопалого суслика и мохноногого тушканчика. Наоборот, у боль-

ших песчанок, резкое подавление наземной активности которых в зимний период создает для них условия относительного постоянства температуры среды, зимой наблюдается и значительное подавление интенсивности химической терморегуляции, как бы приближающее их к зимоспящим зверькам. Это несоответствие особенностей терморегуляции двух видов песчанок данным, полученным для двух других пар видов грызунов, объясняется тем, что приспособления животных к воздействию температуры всецело зависят от тепловых условий их существования. Поэтому-то весьма активная в зимний период, подобно тонкопалому суслику и мохноногому тушканчику, краснохвостая песчанка характеризуется хорошо развитой терморегуляцией, в то время как большая песчанка, проводящая зимой почти все время в глубоких подземных убежищах, не приобретает этого приспособления к воздействию охлаждения.

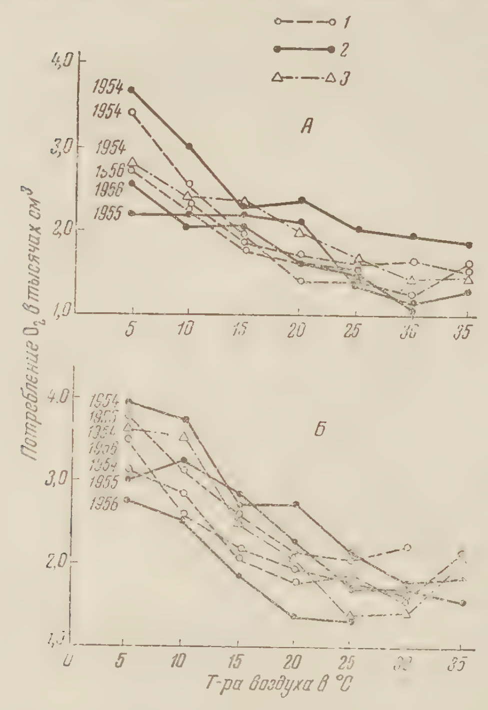


Рис. 8. Сезонные изменения уровня потребления кислорода у больших (*А*) и краснохвостых песчанок (*Б*) (по Н. И. Калабухову, 1956а)

1 — февраль-март, *2* — июнь, *3* — октябрь

Наконец, укажем, что и показатель предпочитаемой температуры, который был определен как у песчанок, так и у тушканчиков, изменялся по сезонам у песчаных зверьков менее значительно, чем у обитателей плотных почв (табл. 3).

При этом следует обратить внимание на то, что у обитателя песков — большой песчанки даже в жаркое и засушливое лето 1955 г. этот показатель был выше, чем в феврале на 1,94°, а в 1956 г. разница составляла всего 0,55°, в то время как у краснохвостой песчанки эти колебания составляли в 1955 г. 3,61° и в 1956 г.— 2,75°.

Таблица 3

Сезонные изменения предпочитаемой температуры у песчанок и тушканчиков *

(по Калабухову, 1956а, 1957 и Скворцову, 1958)

Вид грызуна	Число грызунов	1955 февраль	1955 июнь	1956 февраль-март	1956 июнь-июль	Колебания показателя
		температура в °С				
Большая песчанка	53	35,56	37,50	35,56	35,01	2,49
Краснохвостая песчанка	57	33,10	36,71	35,47	32,72	3,99
Мохноногий тушканчик	40	—	—	29,3	30,7	1,4
Тарбаганчик	45	—	—	32,4	27,5	4,9

* В 1956 г. предпочитаемая температура у песчанок определялась в феврале и июне, а у тушканчиков — в марте и июле.

7. Некоторые данные по паразитофауне грызунов — обитателей песчаных и плотных почв

Для характеристики сходства и различия условий существования, а также вероятности контакта между животными разных видов, обитающих на одном или разных биотопах, полезно рассмотреть особенности их паразитофауны. Такого рода сравнение было проведено для грызунов лесостепи и степей (Калабухов, 1955). В табл. 4 приведены данные о видовом составе блох, паразитирующих на изученных видах грызунов по сводке И. Г. Иоффа и Е. П. Бондаря (1956) и статье А. Ф. Дудниковой (1958).

Таблица 4

Виды блох, паразитирующих на грызунах Туркмении (по И. Г. Иоффу и Е. П. Бондарю, 1956 и А. Ф. Дудниковой, 1958)

Виды блох	Тонкопалый суслик	Мохноногий тушканчик	Большая песчанка	Желтый суслик	Тарбаганчик	Краснохвостая песчанка
Echidnophaga oschanini Wagn.	—	+*	+++	—	—	+
Xenopsylla conformis Wagn.	+	+	++	—	—	+++
X. conformis dipodis ioff	—	++	+	—	—	—
X. nuttali Ioff	—	—	+++	—	—	—
X. gerbilli gerbilli Wagn.	—	—	++	—	—	—
X. gerbilli caspica Ioff	—	—	+++	—	—	+
X. hirtipes Rothsch.	++	++	+++	—	—	++
Synosternus longispinus Wagn.	+	+	+	—	—	+
S. pallidus Tasch.	+	+	+	+	+	+
Coptopsylla lamellifer lamellifer Wagn.	+	—	—	—	+	++
C. lamellifer rostrata Ioff et Tiflov	+++	+	+	+	+	+++
C. bairamalensis Wagn.	—	—	—	—	—	++
C. bondari Ioff	—	—	+++	—	—	++
C. olgae Arg.	+	+	+++	—	—	+
C. macrophthalma Ioff	—	—	—	—	+++	—
Oropsylla ilovaiskii Wagn. et Ioff	—	—	—	+++	—	—
Rostropsylla daca Jord. et Rothsch.	+++	+	+	++	—	—
Ceratophyllus trispinus Wagn. et Ioff	—	—	—	+++	—	—
C. laeviceps Wagn.	—	—	+	—	—	+
C. turkmenicus Vlasov et Ioff	++	++	++	—	—	+++
C. tersus Jord. et Rothsch.	—	—	+++	—	—	—
C. monstrosus Wagn.	—	—	+++	—	—	++
Paradoxopsyllus teretifrons Rothsch.	—	—	+++	—	—	—
Ophtalmopsylla karakum Zagniborodova	—	+++	—	—	—	—
O. wolgensis Wagn. et Ioff	—	—	—	—	+++	—
Frontopsylla macrophthalma Jord. et Rothsch.	—	+	—	—	—	—
Mesopsylla eucta eucta Dampf.	—	+	—	—	+++	—
M. rothschildi Arg.	—	+++	—	—	—	—
Rhadinopsylla celestis Rothsch.	++	—	++	—	+	++
Stenoponia Vlasovi Ioff et Tiflov	++	++	+++	—	+	++
Ctenophthalmus dolichus Rothsch.	++	—	+	—	—	—
Всего:	12	15	21	5	8	16

* +++ многочислен, ++ одиночен, + редок, — отсутствует.

Этот материал показывает, что среди 12 видов блох тонкопалого суслика общих с мохноногим тушканчиком — девять, с большой песчанкой — 10 (75—83%), в то время как общих с желтым сусликом и тарбаганчиком — всего три-четыре вида (25—33%). Лишь с краснохвостой песчанкой, проникающей, как мы указывали, на кромку песков и такыры, вкрапленные в песчаные массивы, у тонкопалого суслика столько же общих

видов блох, сколько с большой песчанкой (10 видов — 83%). У мохноногого тушканчика из 15 видов его блох общих с тонкопалым сусликом — девять (60%), с большой песчанкой — 11 (73%), в то время как с желтым сусликом и тарбаганчиком — три вида (20%); с краснохвостой же песчанкой общих видов блох больше — 8 из 15 (53%).

У большой песчанки общих с тонкопалым сусликом и мохноногим тушканчиком видов блох, соответственно,— 10 и 11 из 21 (46—52%), в то время как с желтым сусликом и тарбаганчиком — всего три-четыре (14—19%).

У большой песчанки, по причинам, указанным выше, общих видов с краснохвостой даже больше, чем с «песчаными» видами грызунов (13—62%).

Для обитателей плотных почв — желтого суслика и тарбаганчика характерна прежде всего малочисленность видового состава блох: пять и восемь, по сравнению с 12—21 для песчаных зверьков. При этом очевидно, что на обитателях плотных почв находятся преимущественно широко распространенные виды, встречающиеся также на грызунах песков, поэтому специфичность афаниптерофауны выражена в меньшей степени.

Таким образом, по видовому составу блох песчаные грызуны Туркмении и зверьки, обитающие здесь на плотных почвах, резко отличаются тем, что у первых не только больше общее число видов этих паразитов, но и больше специфических, песчаных видов, отсутствующих у обитателей плотных почв.

Сходство видового состава блох двух видов песчанок подчеркивает факт относительной эвритопности краснохвостой песчанки, о чем мы упоминали выше.

Отметим, что Тивис (L. Tevis, 1955) и Джеймсон и Бреннан (E. W. Jameson and J. Brennan, 1957), изучая эктопаразитов мелких млекопитающих в Сьерра-Неваде (Калифорния), также отметили несомненное влияние особенностей биотопов и их растительного покрова на видовой состав блох грызунов. Так, Monopsyllus eumolpi паразитирует на бурундуках только в условиях редкого и сухого леса, в то время как M. ciliatus — паразит тех же видов грызунов в густых и влажных лесных массивах.

Точно так же Catallagia sculleni — паразит хомячка Peromyscus maniculatus и других мышевидных в хвойных лесах, тогда как в зарослях кустарников на полях на том же грызуне и других видах встречается C. mathesoni.

Изучая кровь этих грызунов, мы сделали также некоторые наблюдения над зараженностью туркменских песчанок и тушканчиков кровепаразитами. В частности, оказалось, что описанный Д. Н. Засухиным (1936) вид гемогрегарины (Hepatozoon alactagae), обнаруженный этим автором у тех же видов тушканчиков в условиях Юго-Востока РСФСР, не встречается в крови туркменских мохноногих тушканчиков и весьма обычен здесь у тарбаганчиков. О том, что приуроченность этих простейших к видам тушканчиков, обитающих на плотных, глинистых почвах,— не просто следствие специфической адаптации их к организму пятипалых тушканчиков (Allactaginae), говорят данные, собранные первым из авторов этой статьи и В. М. Михайловым в ильменной подзоне Астраханской области. Здесь, где тарбаганчики обитают на Бэровских буграх совместно с преобладающим в этих условиях представителем трехпалых тушканчиков — емуранчиком (Scirtopoda telum) (Калабухов, Крючков, Мокроусов, Пряхин и Тимофеев, 1955), гемогрегарины были обнаружены в большом числе как в крови тарбаганчиков, так и емуранчиков.

Наконец, один из видов филярий был обнаружен нами в крови краснохвостых песчанок, но отсутствовал в мазках крови больших песчанок, отловленных в песках. В то же время в крови нескольких зверьков последнего вида, пойманных на глинистых почвах в долине Сумбара, мы также нашли филярий.

Вероятно, отличие гидротермического режима песков и глинистых плотных почв, в частности связанное с быстрым высыханием верхнего слоя песка и, наоборот, с сохранением влаги в верхнем слое глины, способствует осуществлению заражения зверьков грегаринами и филяриями в последнем случае.

8. Заключение

Приведенные данные подтверждают положение, высказанное одним из нас (Калабухов, 1955), о том, что возникновение «жизненых форм» у грызунов определяется воздействием всего комплекса внешних условий, характерных для биоценозов, в состав которых входят те или иные виды. Так как условия существования тесно связаны с особенностями биотопов, на которых сложились эти биоценозы, то и приспособления животных определяются в значительной степени свойствами биотопов.

В условиях пустынь Туркмении нам удалось выделить две «жизненные формы» грызунов — одну, приуроченную к пескам, и другую — к плотным глинистым и щебнистым почвам, резко отличающиеся по ряду экологических и физиологических особенностей. Эти отличия определяются не только морфологическими особенностями и различием в видовом составе растений, поедаемых грызунами, но и особенностями суточного цикла активности, терморегуляции и паразитофауны зверьков.

Тем самым внесен существенный корректив в упрощенные представления А. К. Рустамова (1955) о наличии единой «жизненной формы» для всего многообразия животного мира пустыни.

Подобно тому, как это показал один из нас (Калабухов, 1955) для лесостепной зоны и степей Европейской части СССР, А. Н. Формозов (1956) — для полупустынь и пустынь Средней Азии и Центральной Азии, В. М. Сдобников (1957) — для тундры, очевидно, что в каждой ландшафтно-географической зоне всегда существует несколько «жизненных форм», возникших в результате приспособления видов к условиям различных биоценозов, приуроченных к тем или иным биотопам.

Решающее значение биотопических условий для формирования «жизненных форм» определяется как прямым воздействием особенностей структуры и состава почвы, а также макро- и микроклиматических условий разных биотопов на самих животных, так и глубоким влиянием этих особенностей на видовой состав и обилие растений, в свою очередь имеющих важное кормовое и защитное значение для животных.

Так, в пустынях Туркмении пески и участки плотных, глинистых и щебнистых почв прежде всего резко отличны не только по характеру структуры и состава субстрата, в котором сооружают свои убежища грызуны и по которому они передвигаются, но и по характеру суточных и сезонных колебаний температуры, влажности почвы и приземного слоя воздуха. Напомним об относительной стабильности температуры песка на глубине и, наоборот, о более резких изменениях теплового режима глинистых и щебнистых почв, о большой влажности песка и о непроницаемости для влаги поверхности такыров и щебнистых пустынь. Связанное с этими особенностям относительное разнообразие и обилие растительности в весенний период на песках и бедность видового состава растений на плотных, глинистых и каменистых почвах — не менее важные отличия указанных биотопов, еще более проявляющиеся в период летней засухи.

Мы не коснулись еще одной крайне важной, но пока не изученной особенности приспособления пустынных грызунов к условиям существования в песках и на биотопах с плотной почвой — специфики их водного обмена. Но уже результаты опытов А. И. Щегловой (1949, 1952а) и В. А. Стальмаковой (1954), а также данные некоторых наших экспериментов говорят о том, что и по этому важному показателю грызуны песков отличаются от обитателей глинистых и щебнистых пустынь.

Так, например, тонкопалый суслик теряет значительно меньше воды, чем желтый, причем кожно-легочные потери влаги у первого вида в два раза, а выделение мочи — на одну треть меньше, чем у второго (Щеглова, 1952).

Эти особенности водного обмена грызунов, видимо, тесно связаны с различиями гидротермического режима песчаных и плотных почв пустыни, определяющих в свою очередь как сезонные сдвиги содержания влаги в растениях, служащих пищей зверькам, так и интенсивность потери воды самими животными.

Наши данные вносят еще одну поправку в представление о «жизненных формах» пустыни, сформулированное А. К. Рустамовым (1955). Очевидно, его положение о том, что пустынные животные характеризуются пониженным уровнем жизнедеятельности и обмена веществ, ошибочно.

Уже Д. Н. Кашкаров (Кашкаров и Лейн-Соколова, 1927; Кашкаров и Курбатов, 1929; Кашкаров и Коровин, 1936; Кашкаров, 1945) неоднократно подчеркивал, что для многих пустынных животных, в особенности растительноядных, типичны приспособления, выражающиеся в том, что в короткий период вегетации эфемеров эти виды весьма активны и характеризуются высоким уровнем жизнедеятельности, обмена веществ, развития и роста молодняка, накопления резервов в их организме и запасов в убежищах.

Более того, во время летней засухи у большинства пустынных животных, за исключением некоторых форм, впадающих в спячку (как, например, желтый суслик или степная черепаха), их жизнедеятельность не столько понижается, сколько принимает новые формы. Так, переходит на питание саксаулом большая песчанка, питаются клубнями и луковицами эфемеров тонкопалый суслик и тушканчики, поедают семена и сухие плоды краснохвостые песчанки. Напомним, как деятельны летом в утренние и вечерние часы большие песчанки, ночью — краснохвостые, а также все виды тушканчиков, и сколь подвижен в это время тонкопалый суслик, передвигающийся в поисках корма на большие расстояния, который даже в туркменской народной сказке описывается как зверек, целые дни неутомимо бегающий в поисках пищи.

Правда, в этот период у зверьков, вследствие высокой температуры среды, относительно понижается уровень обмена веществ и резко уменьшаются энергетические затраты на химическую терморегуляцию. Именно поэтому к летнему периоду и приурочено накопление жировых резервов у многих животных.

Д. Н. Кашкаров (1936, 1937, 1945) справедливо отметил, что и для некоторых пустынных пород домашних животных, в частности для каракульской овцы, также характерна высокая интенсивность жизнедеятельности в период вегетации эфемеров и приуроченность к этому времени рождения, быстрого развития и роста молодняка.

Все это позволяет считать, что положение А. К. Рустамова (1955) о низком уровне жизнедеятельности пустынных животных основано на недостаточном анализе уже ранее известных фактов и не подтверждается результатами наших эколого-физиологических исследований.

В заключение мы должны подчеркнуть, что отмеченная закономерность — наличие специфических приспособлений у разных видов, обитающих на одних и тех же биотопах, находит себе прямое подтверждение и в явлениях экологической (внутривидовой) изменчивости некоторых из изученных нами грызунов. Так, например, туркменские большие песчанки, обитающие в Кара-Кумах и в Копет-Даге, т. е. в песках и на плотных глинистых или щебнистых почвах, несомненно отличаются по ряду существенных особенностей. Окраска меха песчанок, их питание, некоторые физиологические показатели и, наконец, даже приведенный выше факт отсутствия филярий в крови этих грызунов, обитающих в песках, говорят о дивергенции на «песчаную» и «глинистую» форму в пределах одного вида.

ЛИТЕРАТУРА

Андрушко А. М., 1939. Деятельность грызунов на сухих пастбищах Средней Азии, Изд. ЛГУ.

Афанасьев А. В., Бажанов В. С., Корелов М. Н., Слудский А. А., Страутмгн Е. И., 1953. Звери Казахстана, Изд-во АН Казахск. ССР.

Банников А. Г., 1947. О зональном распределении жизненных форм грызунов в Монголии, ДАН СССР, V, № 8.—1954. Млекопитающие Монгольской Народной Республики, АН СССР, Тр. Монг. комиссии, вып. 53.—1955. О биологических группах копытных, Уч. зап. Моск. гор. пед. ин-та, XXXVIII, вып. 3.

Беляев А. М., 1954. Суслики Казахстана, Тр. Казахск. респ. Стазра, т. II, вып. 102.

Бируля Н. Б., 1941. О природе факторов, ограничивающих численность малого суслика в ковыльных степях, Зоол. журн., т. XX, вып. 1.

Варшавский С. И. и Шилов М. И., 1953. О влиянии хозяйственной деятельности человека на территориальное распределение и расселение большой песчанки, ДАН СССР, XCIII, № 5.

Виноградов Б. С., 1948. Приспособления животных к жизни в пустыне. Животный мир СССР, т. II. Зона пустынь, Изд-во АН СССР.

Виноградов Б. С., Аргиропуло А. И., 1938. Очерк зимней фауны юго-восточных Кара-Кумов, Природа, № 6,— 1941. Фауна СССР. Млекопитающие. Определитель грызунов, Изд-во АН СССР.

Виноградов Б. С., Аргиропуло А. И. и Гептнер В. Г., 1936. Грызуны Средней Азии, Изд-во АН СССР.

Виноградов Б. С. и Громов И. М. 1952. Грызуны фауны СССР. Определитель по фауне СССР, Изд-во АН СССР.

Воронов А. Г., 1954. Особенности кормового рациона некоторых грызунов, Зоол. журн., т. XXXIII, вып. 1.

Гептнер В. Г., 1929. О мелких пушных видах Туркмении. Пустынный или тонкопалый суслик, Пушное дело, № 8.—1930. О мелких пушных видах Туркмении. Большая песчанка или заманчик, Пушное дело, № 3.—1956. Фауна позвоночных животных Бадхыза (Южный Туркменистан), Изд-во Туркменск. ССР.

Гринберг В. Б., Калабухов Н. И. и Никольский Г. В., 1930. Результаты обследования промысла суслика-песчаника в районе Иргиза — Тургая, Пушное дело, № 2.

Дарвин Ч., 1896. Происхождение видов путем естественного отбора, СПб.

Дементьев Г. П., 1955. Материалы по млекопитающим Юго-Западной Туркмении, Уч. зап. МГУ, вып. 171, сер. биол.

Дудникова А. Ф., 1958. Фауна и некоторые черты экологии основных видов блох больших песчанок в Западных Кара-кумах, Тр. Ин-та «Микроб», вып. III.

Засухин Д. Н., 1936. Кровепаразитные заболевания грызунов и некоторых других мелкопитающих на Юго-Востоке РСФСР, Вестн. микробиол., эпидемиол. и паразитол., т. XV, 1.

Иофф И. Г. и Бондарь Е. П., 1956. Блохи Туркмении, Тр. н.-иссл. противочумн. ин-та Кавказа и Закавказья, вып. 1.

Калабухов Н. И., 1929. Летняя спячка сусликов (Citellus pygmaeus Licht. и C. fulvus Licht.), Тр. лабор. экспер. биол. Моск. зоопарка, т. V.—1946. Сохранение энергетического баланса организма как основа процесса адаптации, Журн. общ. биол., т. VII, № 6.—1950. Эколого-физиологические особенности животных и условия среды, Изд. Харьковск. гос. ун-та.— 1951. Методика экспериментальных исследований по экологии наземных позвоночных, Изд-во «Сов. наука».— 1955. Эколого-физиологические особенности «жизненных форм» грызунов лесостепи и степей левобережья Украины и Европейской части РСФСР, Зоол. журн., т. XXXIV, вып. 4.—1956. Спячка животных. Изд. Харьковск. гос. ун-та.—1956а. Сезонные изменения реакции краснохвостой (Meriones erythrourus Gray) и большой (Rhombomys opimus Licht.) песчанок на влияние температуры среды, Тр. ин-та биол. АН Туркменск. ССР, сер. зоол., IV.—1957. Предпочитаемая температура млекопитающих и ее связь с другими особенностями их терморегуляции, Сб. «Грызуны и борьба с ними», вып. 5.

Калабухов Н. И., Крючков М. И., Мокроусов Н. Я., Пряхин В. А., Тимофеев Ю. В., 1955. Сезонные изменения распределения и численности грызунов на Бэровском бугре в ильменной подзоне правобережья Волги, Сб. тр. Астраханск. противочумн. ст., 1.

Калабухов Н. И. и Пряхин В. А., 1954. Некоторые эколого-физиологические особенности песчанок: гребенщиковой (Meriones tamariscinus Pall.) и полуденной (Pallasiomys meridianus Pall.), Зоол. журн., т. XXXIII, вып. 4.

Касаткин Б. М., 1951. Линейно-маршрутный метод учета численности больших песчанок (Rhombomys opimus Licht.), Тр. Средне-Азиатск. н.-иссл. противочумн. ин-та, вып. 1.—1953. Большая песчанка в Прибалхашье и борьба с нею, АН Казахск. ССР, Ин-т зоол., Автореф. канд. дисс.

Касаткин Б. М. и Белослюдов Г. А., 1951. Истребление больших песчанок (Rhombomys opimus Licht.) отравленным зерном, Тр. Средне-Азиатск. н.-иссл. противочумн. ин-та, вып. 1.

Кашкаров Д. Н., 1937. Экология домашних животных, Сб. «Пам. акад. М. А. Мензбира», Изд-во АН СССР.—1945. Основы экологии животных, Учпедгиз.
Кашкаров Д. Н. и Коровин Е. И., 1936. Жизнь пустыни. Биомедгиз.
Кашкаров Д. Н. и Курбатов В. П., 1929. Экологический очерк фауны позвоночных центральных Кара-Кумов, Тр. Средне-Азиатск. гос. ун-та, Сер. XII-а, геогр., вып. 7.
Кашкаров Д. Н. и Лейн-Соколова Л. В., 1927. Экологические наблюдения над желтым сусликом (Citellus fulvus), Ташкент.
Козакевич В. П., 1956. Сезонные изменения некоторых эколого-физиологических особенностей желтого (Citellus fulvus) и малого (C. pygmaeus) сусликов Волжско-Уральских песков, Ин-т «Микроб», Автореф. канд. дисс.—1958. Сезонные изменения уровня обмена веществ, терморегуляции и активности желтого (Citellus fulvus Licht.) и малого (Citellus pygmaeus Pall.) сусликов Волжско-Уральских песков, Сб. «Грызуны и борьба с ними», вып. 6.
Крылова К. Т., Шилова Е. С., Шилов М. Н., 1954. Особенности экологии большой песчанки (Rhombomys opimus Licht.) в зимний период в условиях северного Приаралья, Бюлл. МОИП, отд. биол., т. LIX(2).
Кузнецов Б. А., 1941. Основы товароведения пушно-мехового сырья, Изд-во «Межд. книга».
Кузякин А. П., 1939. Материалы по экологии млекопитающих Кашано-Мургабской долины с учетом роли их в эпидемиологии кожного лейшманиоза, Сб. научных студенческих работ МГУ, вып. 9.
Кулик И. Л., 1955. Некоторые особенности подвижности больших песчанок в связи с изучением природных очагов инфекций, Сб. «Природная очаговость болезней человека и краевая эпидемиология».—1956. Поселения больших песчанок в Юго-восточном Приаралье, АН СССР. Ин-т эпидемиол. и микробиол., Автореф. канд. дис.
Лавров Н. П. и Наумов С. П., 1932. Распространение и биология тонкопалого суслика (Spermophilopsis leptodactylus Licht.) в Туркменской ССР, Зоол. журн., т. XII, вып. 2.—1933. Строение меха и линьки тонкопалого суслика (Spermophilopsis leptodactylus Licht.) пустыни Кара-Кум, Зоол. журн., т. XIII, вып. 2.
Ладыгина Н. М., 1952. Сезонные изменения реакции домовых мышей на воздействие температуры, Зоол. журн., т. XXXI, вып. 5.
Латышев Н. И. и Сидоркин А. П., 1947. Летние наблюдения над норами тонкопалого суслика (Spermophilopsis leptodactylus Licht.) в Мургабской долине (Туркменск. ССР). Бюлл. МОИП, Отд. биол., т. LII(1).
Минервин В. Н., 1955. Пастбищно-водопойный режим овец в пустыне, изд. АН Туркменск. ССР.
Минин Н. В., 1938. Эколого-географический очерк грызунов Средней Азии, Изд. ЛГУ.
Михайлов В. М., 1956. Сезонные изменения некоторых эколого-физиологических признаков емуранчиков и тарбаганчиков, Тр. Ростовск. противочумн. ин-та, XI.
Мокриевич Н. А., 1957. Сезонные изменения некоторых эколого-физиологических особенностей полуденной (Meriones meridianus Pall.) и гребенщиковой (Meriones tamariscinus Pall.) песчанок в Волжско-Уральских песках. Сб. «Грызуны и борьба с ними», вып. 5.
Наумов Н. П., 1948. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов, Изд-во АН СССР.—1955. Экология животных, Изд-во «Сов. наука».
Наумов Н. П. и Сыроечковский Е. Г., 1956. О зависимости размещения нор больших песчанок от рельефа песков, Зоол. журн., т. XXXV, вып. 11.
Наумов С. П., Лавров Н. П., Спангенберг Е. П., 1935. Тонкопалый суслик, Всесоюзн. кооперативн. объед. изд-во, М.—Л.
Наумов С. П. и Спангенберг Е. П., 1929. Результаты промыслово-биологического обследования песчаного суслика (Citellus fulvus Licht.) в Северных Кызыл-Кумах и Аральских Кара-Кумах (по материалам Сыр-дарьинской экспед. Главнауки РСФСР), Тр. О-ва изуч. Казахстана, т. X.
Нечаева Н. П., Мордвинов Н. А. и Мосолов И. Н., 1943. Пастбища Кара-Кумов и их использование, Туркменск. филиал АН СССР.
Никитина Н. А., 1952. Особенности экологии малого и желтого сусликов и их эпидемиологическое значение в пустынях Центрального Казахстана, АМН СССР, Автореф. канд. дисс.
Нургельдыев О. Н., 1950. Грызуны Туркменской ССР и их хозяйственное значение, МГУ, Автореф. канд. дисс.—1950а. О географическом распространении и экологии краснохвостой песчанки (Meriones erythrourus Gray) Туркмении, Изв. Туркменск. филиала АН СССР, № 6.—1952. Влияние грызунов на кустарниковые и древесные породы на трассе Главного Туркменского канала, Изв. АН Туркменск. ССР, № 4.—1956. Новые сведения о географическом распространении желтого суслика в Туркмении, Изв. АН Туркменск. ССР, № 2.—1956а. К экологии желтого суслика (Citellus fulvus oxianus Thomas) в Туркмении, Тр. Ин-та биол. АН Туркменск. ССР, т. IV.
Огнев С. И., 1940. Звери СССР и прилежащих стран (Звери Восточной Европы и Северной Азии), т. IV, Изд-во АН СССР.—1947. То же, т. V, Изд-во АН СССР.—1948. То же, т. VI, Изд-во АН СССР.

Огнев С. И. и Гептнер В. Г., 1929. Млекопитающие Среднего Копет-Дага и прилежащей равнины, Тр. Н.-иссл. ин-та зоол. МГУ, т. 3, вып. 1.
Орлов И. И., 1929. Желтый суслик, Мат. к позн. фауны Нижн. Поволжья, вып. IV.
Ралль Ю. М., Демяшев М. П. и Шейкина М. В., 1931. Периодические явления в биологии важнейших грызунов песчаной полупустыни, Вестн. микробиол. и эпидемиол., т. 10, вып. 2.
Рустамов А. К., 1955. К вопросу о понятии «жизненная форма» в экологии животных, Зоол. журн., т. XXXIV, вып. 4.
Сдобников В. М., 1957. К характеристике жизненной формы у арктических животных, Зоол. журн., т. XXXVI, вып. 2.
Скворцов Г. Н., 1955. Об условиях зимней спячки земляного зайчика в Туркмении, Сб. «Грызуны и борьба с ними», вып. 4.—1958. Сезонные изменения некоторых эколого-физиологических особенностей тушканчиков: мохноногого (Dipus sagitta Pall.) и тарбаганчика (Alactagulus acontion Pall.) в условиях Туркмении, Сб. «Грызуны и борьба с ними», вып. 6.
Слоним А. Д., 1952. Животная теплота и ее регуляция в организме млекопитающих, Изд-во АН СССР.
Стальмакова В. А., 1954. Грызуны Кара-Кумов, их экология и хозяйственное значение, Сб. «Пустыни СССР и их освоение», II.—1955. Млекопитающие Репетекского песчано-пустынного заповедника и прилегающих районов Каракумской пустыни, Тр. Репетекск. песч.-пуст. ст., III.
Строганова А. С., 1954. Млекопитающие степного и пустынного Заволжья, Тр. ЗИН АН СССР, XVI.
Ташлиев А. О., 1951. Эколого-биогеографический обзор наземных позвоночных долины Мургаба, Туркменск. филиал АН СССР, Зоотехн. ин-т, Автореф. канд. дис.
Фаусек В., 1906. Биологические исследования в Закаспийской области, Зап. Русск. геогр. об-ва по общей географии, т. XXVII, № 2, СПб.
Федорович Б. А., 1950. Лик пустыни, Госкультпросветиздат.
Формозов А. Н., 1928. О пустынном элементе фауны южной части Восточной Европы, ДАН СССР, вып. 20—21.—1929. Млекопитающие Северной Монголии по сборам экспедиции 1926 г., Изд-во АН СССР.—1955. Животный мир, Сб. «Очерки природы Кара-Кумов», Изд-во АН СССР.—1956. Биологические формы животных в аридных и полуаридных областях Средней и Центральной Азии, Вопр. геогр., Сб. статей для XVIII межд. геогр. конгр., Изд-во АН СССР.
Ходашова К. С., 1953. Жизненные формы грызунов равнинного Казахстана и некоторые закономерности их географического распространения, Тр. Ин-та геогр. АН СССР, т. 54.
Шеханов М. В., 1952. Биология большой песчанки в Северном Приаралье, АМН СССР, Ин-т эпидемиол. и микробиол., Автореф. канд. дис.
Шилов М. Н., 1953. Северная граница ареала большой песчанки в условиях Северного Приаралья, Бюлл. МОИП, отд. биол., т. LVIII (5).
Шилова Е. С., 1953. О распространении и стационарном размещении краснохвостой песчанки в Северном Приаралье, Бюлл. МОИП, отд. биол. т. LVIII (2).
Шукуров Г., 1951. Фауна позвоночных животных гор Большие Балханы (Юго-Западная Туркмения), МГУ, Автореф. канд. дис.
Щеглова А. И., 1949. Особенности водного обмена у грызунов в связи с их условиями существования, ДАН СССР, т. LXV, № 2.—1949а. Терморегуляция и кожно-легочные потери воды у большой песчанки (Rhombomys opimus Licht.), Сб. «Опыт изучения регуляций физиологических функций в естественных условиях существования организма», под ред. К. М. Быкова, Изд. АН СССР.—1952. Физиологические особенности некоторых видов грызунов в связи с их экологией, АН СССР, Ин-т физиол., Автореф. канд. дис.—1952а. Приспособление водного обмена у некоторых видов сусликов к условиям их жизни, ДАН СССР, т. LXXXIII, № 5.
Buxton P. A., 1923. Animal life in deserts. A study of the fauna in relation to the environment, London, Edward Arnold.
Hansen R., 1954. Molt pattern in ground-squirrels, Proc. Utah Acad. Sci., 31, 51.
Jameson E. W., and Brennan J., 1957. An environmental analysis of some ectoparasites of small forest mammals in the Sierra Nevada, California, Ecol. Monogr., vol. 27, No. 1.
Mason H. and Langenheim J., 1957. Language analysis and the concept «environment», Ecology, 38, No. 2.
Tevis L., 1955. Observations on chipmunks and mantled squirrels in Northeastern California, Amer. Midl. Natural., 53.

"LIFE FORMS" OF RODENTS OF SAND AND CLAYOUS DESERTS OF TURKMENIA

N. I. KALABUHOV, O. N. NURGELDYEV and *G. N. SKVORTSOV*

State Research Institute of Microbiology and Epidemiology of the South-East of the USSR (Saratov) and Institute of Zoology and Parasitology of Turkmenian Academy of Sciences (Ashkhabad)

Summary

The authors examine morphological, ecological and physiological peculiarities of certain Rodent species of Turkmenia deserts which dwell both in sands and on dense clayous or stony soils.

The representatives of the first group, i. e. of sand dwellers were examplified by a ground-squirrel — Spermophilopsis leptodactylus Licht., a gerbille — Rhombomys opimus Licht. and a jerboa — Dipus sagitta Pall., the typical dwellers of dense soils were examplified also by a ground-squirrel — Citellus fulvus Licht. a. gerbille — Meriones libycus erythrourus Gray and a jerboa — Alactagulus acontion Pall.

Peculiarities of fur coloration and the structure of their body and extremities (figs. 1 and 2), the compositon of their food (table 1 and 2), differences in the cycle of the seasonal and daily activity (figs. 3 and 4), character of seasonal alterations of metabolism and thermoregulation (figs. 5—8), and the temperature preference (table 3), as well as the data on the species composition of their fleas (table 4) undoubtedly prove that the Rodent species belonging to different systematic groups (ground-squirrels, gerbilles and jerboas) dwelling under the conditions of the same biotopes have many similar characters which bring them closer together.

These conclusions support the thesis by Kalabukhov (1955) on the existence of the "life forms" corresponding to certain biotopes and biocoenoses typical of these latter, may be found both in Rodents and in other animals as well.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1958, том XXXVII, вып. 3

ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ POLYPODIUM HYDRIFORME USSOV (COELENTERATA)

Е. В. РАЙКОВА

Лаборатория болезней рыб Всесоюзного научно-исследовательского института озерного и речного рыбного хозяйства (Ленинград)

Polypodium hydriforme является единственным представителем типа кишечнополостных, паразитирующим внутри тела позвоночных. Он поселяется в икре осетровых рыб, питается желтком, а после икрометания рыбы попадает в воду, где ведет свободный образ жизни.

Это животное было открыто акад. Ф. В. Овсянниковым (1871), а затем описано М. М. Усовым (1885), который на основании сходства с гидрой назвал его Polypodium hydriforme. Наиболее подробно этот организм изучался А. Н. Липиным (1908, 1909, 1910, 1911, 1911a, 1915, 1922, 1925).

В работах А. Н. Липина дается полное морфологическое описание различных фаз жизненного цикла Polypodium, разбирается анатомия гонад, ставится вопрос о систематическом положении и происхождении этого животного. Однако многие вопросы биологии Polypodium остались невыясненными: полный цикл развития, его приуроченность к различным сезонам года, соотношение цикла развития Polypodium с темпом развития гонад хозяина, способ заражения икры рыбы.

В течение последних 30 лет детальным изучением Polypodium никто не занимался. Между тем появились сведения о расширении круга его хозяев и о нахождении его в новых водоемах Советского Союза (Догель, 1940). Если раньше Polypodium был известен только из икры волжской стерляди, то теперь он обнаружен в икре осетра, севрюги и шипа. За последние десятилетия его находили свободноживущим или в яичниках осетровых в реках Каме, Оке, Северной Двине, Днепре, Дону, Сулаке, Кубани, Дунае и Сыр-Дарье (Догель, 1940; Жадин, 1940; Трусов, 1947; Детлаф и Гинзбург, 1954; K. Rašin, 1930).

Возможно, что в некоторых из этих водоемов Polypodium попал вместе с акклиматизируемой в них рыбой.

Зараженные Polypodium икринки содержат очень мало желтка и не годятся к употреблению в пищу. Из такой икры не развиваются мальки, и, следовательно, она совершенно непригодна для рыборазведения. Для успешной борьбы с паразитом необходимо знание всего цикла его развития, и, в первую очередь, способа заражения, а также соотношения отдельных фаз этого цикла с циклом развития гонад хозяина. Практическая и научная важность дальнейшего изучения Polypodium неоднократно подчеркивалась В. А. Догелем.

Настоящая работа ставит целью выяснить некоторые не известные ранее особенности жизненного цикла P. hydriforme и установить связь цикла развития этого животного с темпом развития гонад осетровых рыб. Данная тема была предложена В. А. Догелем.

Приношу глубокую благодарность Б. Е. Быховскому за руководство и помощь в этой работе и Г. М. Персову за ценные советы и помощь в проведении полевых работ.

Материал и методика

Работа проводилась в с. Рыбная Слобода Татарской АССР на р. Каме (90 *км* выше устья) в течение мая — сентября 1955 и 1956 гг. В 1955 г. было исследовано 503 стерляди (252 самца, 156 самок II стадии зрелости, 95 самок III, IV и V стадий зрелости) и четыре самки осетра; в 1956 г.—64 стерляди (13 самцов, 16 самок II стадии зрелости, 35 самок III, IV и V стадий зрелости) и две самки осетра. Кроме того, в марте 1956 г. в г. Чистополе Татарской АССР было просмотрено шесть самок стерлядей IV стадии зрелости, пойманных в Каме при впадении в нее р. Шешмы. Стадии зрелости яичников осетровых определялись по шкале А. Я. Недошивина (1928). В яичниках самок II стадии зрелости, а также у самцов Polypodium не был обнаружен.

В мае 1955 г. работа проводилась на базе Рыбно-Слободского рыбоводного пункта. Переход половых продуктов в состояние текучести достигался методом гипофизарной инъекции (Гербильский, 1941). От созревших после инъекции самок стерляди мы брали икринки, зараженные Polypodium, и помещали в проточные микроаквариумы с речной водой. Система из 48 проточных аквариумов была устроена по схеме Д. В. Наумова (1956). Температура воды в сосудах колебалась в пределах ±3 —4° по сравнению с температурой воды в реке[1]; гидрохимический режим в них контролировался. Проточность поддерживалась круглосуточно. Для кормления полипов использовались преимущественно олигохеты Tubifex tubifex. В 1955 г. полипы жили в аквариумах 44 дня (с 26 мая по 15 июля), а в 1956 г. их удалось культивировать 130 дней (с 26 мая по 3 октября).

Цикл развития Polypodium

Весенние паразитические стадии развития Polypodium. Весной 1955 и 1956 гг. в низовьях Камы 78% исследованных икряных самок стерляди было заражено P. hydriforme. Из шести самок осетров, вскрытых в 1955 и 1956 гг., были заражены две — одна в мае и одна в конце августа 1955 г. Интенсивность заражения стерляди варьирует от нескольких зараженных икринок на рыбу и до 70—80%, когда в яичниках почти не остается здоровой икры. Чаще встречается 60—100 зараженных икринок на рыбу. Интенсивность заражения осетров, по-видимому, меньше: у каждой из двух исследованных самок было обнаружено лишь по несколько зараженных икринок во всем яичнике.

Весной зараженные икринки легко отличить от здоровых: первые крупнее и более светлой окраски (рис. 1, *1*). В мае перед нерестом в зараженных икринках стерляди IV — V стадий зрелости содержатся скрученные столоны Polypodium, состоящие из 30—60 особей-почек. Щупальца каждой почки обращены внутрь, в полость столона. Размер каждой почки около 1,5—2 *мм*. Слои клеток имеют обратное расположение: энтодерма находится снаружи, а эктодерма — внутри (рис. 2). Энтодерма соприкасается с желтком икринки. А. Н. Липин (1911) считает, что такое расположение зародышевых листков является приспособлением паразита к питанию желтком.

Перед нерестом наблюдается переход к нормальному расположению зародышевых листков. Он происходит путем выворачивания столона эктодермой наружу, подробно описанного А. Н. Липиным (1911). Выворачивание столонов осуществляется внутри икринок. В процессе выворачивания желток икринки механически втягивается в образующуюся при этом пищеварительную полость. Таким образом, полипы получают запас питательного материала, который используется ими в начале периода свободной жизни, пока у них не появляется рот и они не переходят к активному питанию.

Нам удалось установить, что стерляди с текучей икрой, как правило, имеют уже вывернувшиеся столоны Polypodium, т. е. с нормальным расположением зародышевых листков. Такие столоны были обнаружены у стерлядей и осетра, созревших после гипофизарной инъекции, и у стерляди самки с естественной текучестью (23 мая 1955 г.). С другой стороны,

[1] Температура воды в Каме колебалась летом 1955 г. от 13,5 до 24,5°, летом 1956 г. — от 13 до 22,5°.

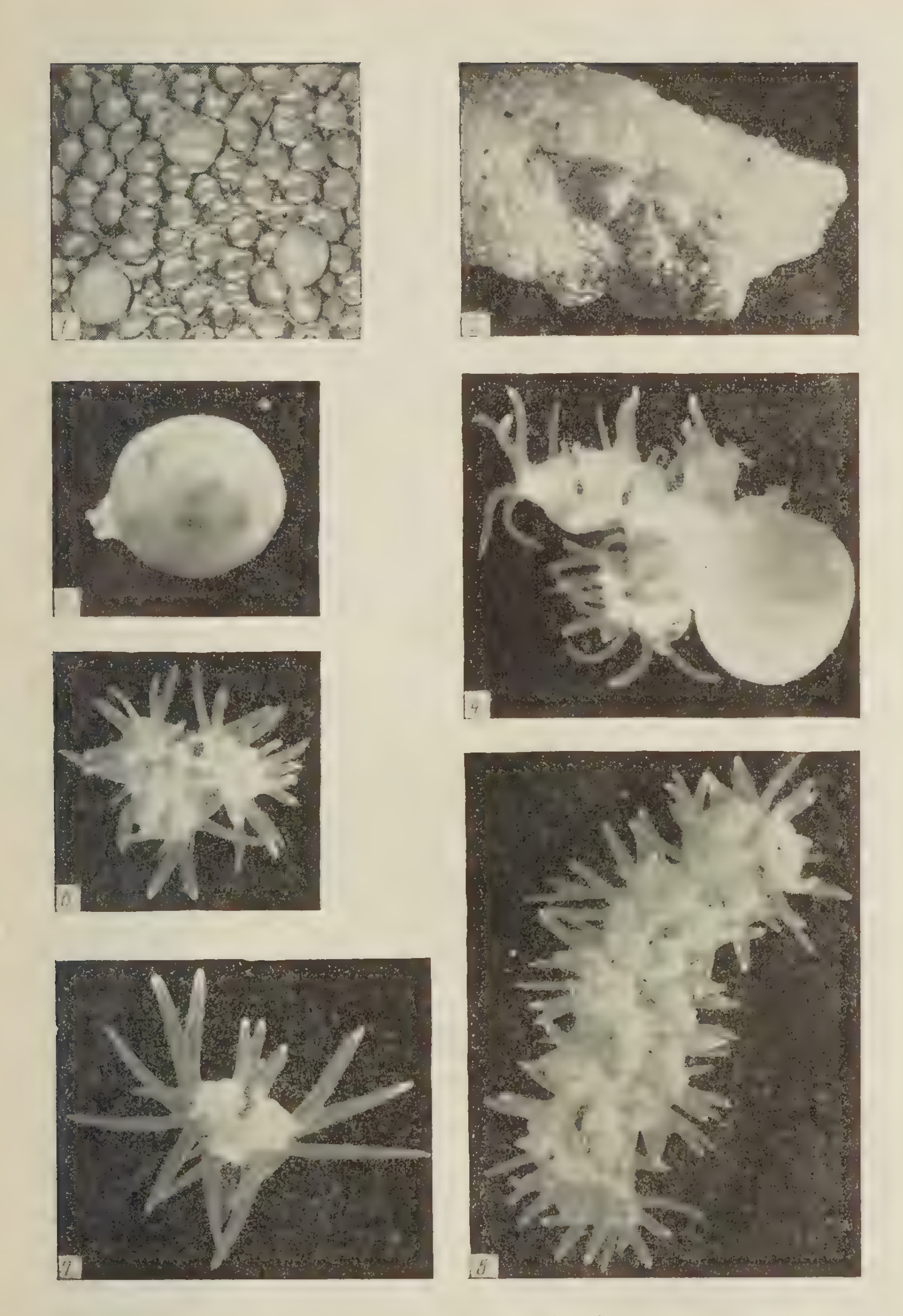


Рис. 1. Стадии развития Polypodium

1 — три зараженные икринки среди здоровых в яичнике стерляди (стадия зрелости IV—V), *2* — участок яичника отнерестовавшей стерляди (стадия зрелости VI—II) с двумя невыметанными дегенерирующими зараженными икринками, *3* и *4* — две стадии выхода столона из зараженных икринок в микроаквариуме, *5* — столон Polypodium, вышедший в воду, *6* — участок распадающегося на части столона, *7* — одиночный 24-щупальцевый полип, со светлыми концами, виден рот

у стерлядей, не созревших после инъекции (преждевременно вскрытых), только часть столонов Polypodium имела наружные щупальца, тогда как отдельные столоны были еще невывернувшимися. Эти факты позволяют предполагать, что выворачивание столонов эктодермой наружу происходит непосредственно перед нерестом, при переходе икры в состояние текучести, и что на этот процесс оказывают прямое влияние гормоны гипофиза. Весной 1956 г. мы специально пользовались гипофизарной инъекцией стерлядей для получения зараженной икры со столонами, имеющими нормальное расположение зародышевых листков.



Рис. 2. Участок столона Polypodium из икры стерляди IV—V стадии зрелости с обратным расположением зародышевых листков
оп. щ — опорные щупальца, *ос. щ* — осязательные щупальца, *р* — рот,

При вскрытии созревших после инъекции самок стерлядей оказывается, что значительная часть зараженных икринок лопается, так что в строме яичника и в яйцеводах можно найти множество освободившихся столонов Polypodium, которые легко выходят вместе со здоровой икрой. Другая часть зараженных икринок имеет неповрежденную оболочку. Возможно, что и в естественных условиях рыба выметывает как цельные зараженные икринки, так и уже освободившиеся столоны. Второй способ нам кажется даже более обычным и целесообразным, так как освободившийся столон, имеющий вид узкой длинной ленты, легче проходит через яйцеводы, свободно помещаясь в просветах между здоровыми икринками, и меньше травмируется. Еще в яичнике он иногда разрывается на части, так что в целом период распадения столона до одиночных особей, который в воде уже только продолжается, происходит быстрее. Кроме того, на зараженных икринках, попавших в воду (как это наблюдалось в аквариумах и в аппаратах Сес-Грина), поселяется сапролегния и тогда полный выход всей цепочки полипов оказывается невозможным. Вероятность выметывания цепочек полипов в естественных условиях подтверждается двумя случаями нахождения обрывков столона Polypodium в строме яичников отнерестовавших стерлядей.

Следует отметить, что часто стерлядь выметывает не всю зараженную икру, находящуюся в строме яичника. Так, при взятии икры у инъецированных стерлядей оказывается, что здоровая икра быстро и легко отделяется от стромы, тогда как значительная часть зараженной икры остается прикрепленной к ней. У самки с естественной текучестью вся зараженная икра также не отделялась от стромы. В яйцеводах не было найдено зараженной икры.

Нахождение отнерестовавших самок, сохраняющих в яичниках дегенерирующую зараженную икру (рис. 1, 2), бесспорно, свидетельствует о том, что не всегда последняя выметывается полностью. Такие самки были

пойманы 29 июня, 5 июля, 1 августа 1955 г., 9 и 19 июня 1956 г. В последнем случае, кроме дегенерирующих зараженных икринок, был обнаружен указанный выше обрывок цепочки полипов с наружными щупальцами. Полипы сохранили жизнеспособность и позднее прожили 51 день в микроаквариуме. Дегенерирующие икринки обнаруживались в течение всего лета почти у всех отметавших самок, имевшихся в нашем распоряжении.

Из факта дегенерации зараженных икринок вытекает очень важное следствие: паразит не сохраняется в стерляди после нереста и заражение не передается последующим поколениям икринок. После нереста и дегенерации оставшихся в строме невыметанных зараженных икринок стерлядь некоторое время свободна от Polypodium и заражается им перед каждым икрометанием заново.

Свободноживущая фаза. При помещении зараженной икры в аквариум столон Polypodium обычно выходит наружу через разрыв в оболочке икринки (рис. 1, *3* и *4*). Столон выходит сразу целиком или частями. Нередко полному выходу столонов мешает поселяющаяся на икре сапролегния. В условиях взятия икры у инъецированных самок, как уже было отмечено, оболочка зараженной икринки часто лопается сразу, и столон освобождается целиком.

После выхода из икры цепочка полипов (рис. 1, *5*) распадается на части, состоящие из различного количества особей (рис. 1, *6*), на что указывает уже А. Н. Липин (1911). Через 3—4 дня появляются одиночные полипы (рис. 1, *7*). Первое время они не питаются, а живут за счет желтка, попавшего в гастральную полость во время преднерестового выворачивания внутри икринки. По мере потребления этого запаса, на 5—6-й день свободной жизни, у полипов появляется рот (рис. 1, *7*; 3, *5*; 4; 5). После этого они начинают реагировать на предлагаемую пищу, захватывая ее щупальцами (рис. 3, *1* и *2*). Процесс питания Polypodium очень тщательно изучен А. Н. Липиным и подробно им описан (1915, 1925). Мы можем добавить, что, кроме основного вида пищи — олигохет Tubifex, Polypodium охотно поедают рабдоцелид из тубифицидного ила (Gyratrix?). Наблюдались случаи заглатывания турбеллярий Microstomum и дафний.

Свободноживущие полипы обычно имеют 12 щупалец (рис. 5), из которых восемь являются более длинными и тонкими (осязательными), а четыре — более толстыми и короткими (опорными). Рот находится на верхней стороне тела. Полипы могут медленно передвигаться по дну с помощью опорных щупалец (Липин, 1910, 1911). Мы также наблюдали, что они очень мало подвижны и мало активны. Только голодные полипы быстро набрасываются на пищу (тубифексов), а сытые особи почти не реагируют на нее.

Полипы размножаются бесполым путем — продольным делением. Они делятся в течение всего периода свободной жизни примерно раз в 5—7 дней, причем темп деления может то замедляться, то ускоряться.

Перед делением в середине нижней стороны тела, что наблюдал также А. Н. Липин (1911), часто закладываются еще 12 щупалец (рис. 1, *7*), после чего полипы перешнуровываются надвое, начиная от нижнего (аборального) конца (рис. 3, *3* и *4*). Если деления не происходит, возникают 24-щупальцевые особи (рис. 3, *5*), если же перед делением не закладываются щупальца, то после разделения 12-щупальцевого полипа получаются две шестищупальцевые формы (рис. 3, *6*). В 1956 г. нам, кроме того, удалось наблюдать 48-щупальцевых полипов, которые образовывались после закладки 24 новых щупалец у 24-щупальцевых форм. Щупальца закладываются двумя группами по 12 в середине каждой половины тела полипа. Шестищупальцевые особи образовывались не всегда путем разделения 12-щупальцевых форм, а часто — вследствие отмирания шести щупалец на одной стороне тела. Шестищупальцевые, а также уродливые особи с пятью, четырьмя, тремя, двумя и одним щупальцами и совсем без

них могут встречаться в течение всего лета, а не только перед гибелью всей культуры, как считал А. Н. Липин.

Количество полипов в культуре в 1956 г. сразу после выхода их из икры было очень большим — порядка 4—5 тыс. (каждая икринка, помещен-

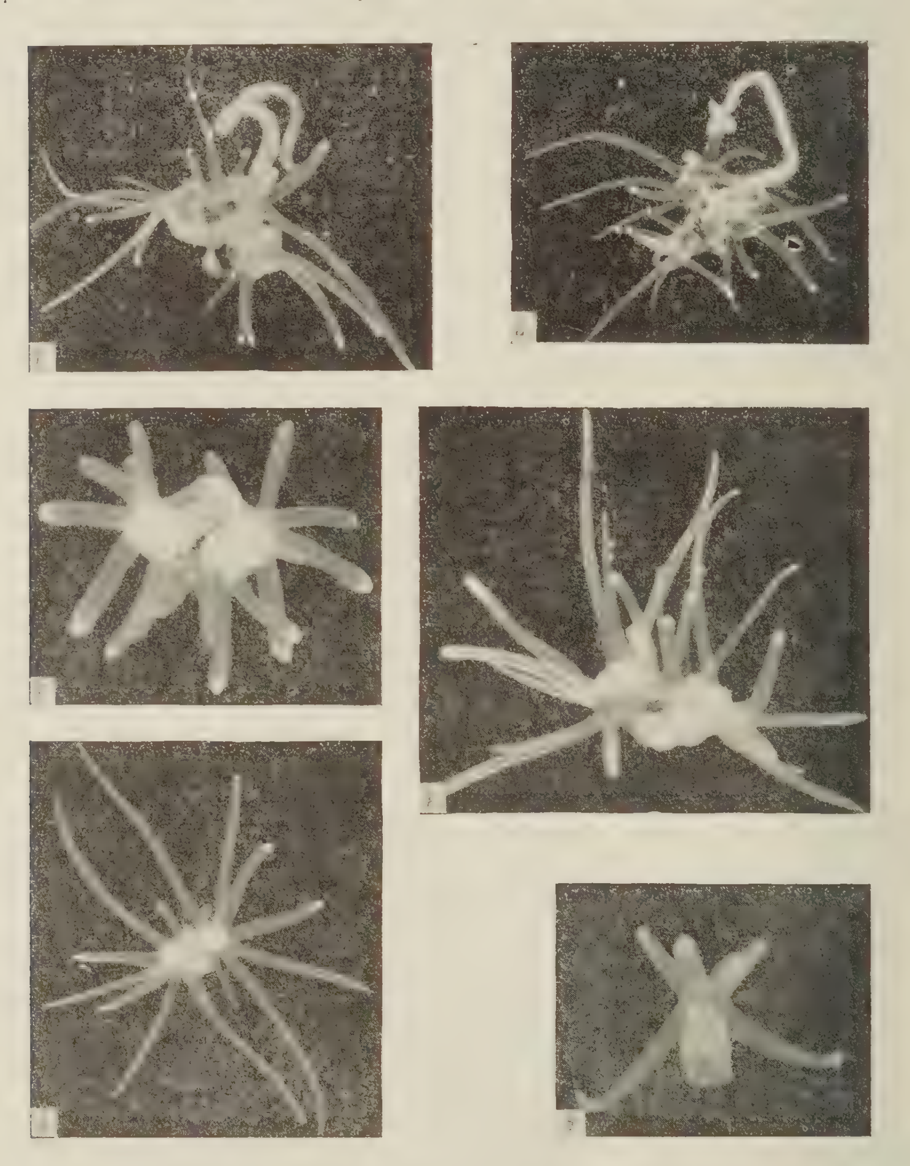


Рис. 3. Свободноживущие полипы из микроаквариумов

1 и *2* — Polypodium, напавшие на тубифекса, *3* и *4* — делящиеся 24-щупальцевые полипы, *5* — 24-щупальцевый полип, *6* — шестищупальцевый полип

ная в один из 49 микроаквариумов, давала 30—60 полипов, которые продолжали делиться дальше). Однако уже через неделю наблюдалась массовая гибель полипов частично от сапролегнии, а частично от неизвестных причин. В последнем случае на дне аквариумов иногда можно было видеть маленькие белые хлопья — остатки полипов. За 2 недели (с 8 по 19 июня) число особей сократилось с 1850 до 250.

В конце июня и начале июля отмечался период усиленного бесполого размножения и увеличения численности полипов до 360. Вслед за этим вновь погибло много полипов (от сапролегнии и других причин), так что к 13 июля их стало 70. Однако вскоре они опять начали быстро делиться, и к 4 августа численность полипов достигла 250. Затем темп деления начал замедляться, а в соответствии с этим стало уменьшаться и число полипов. К 1 сентября их было уже около 50, а к середине месяца — шесть. Последние 2 экз. погибли 3 октября. Таким образом, увеличение численности полипов происходило периодически, примерно через месяц, в начале июля и августа, вследствие усиления процессов образования новых щупалец и деления.

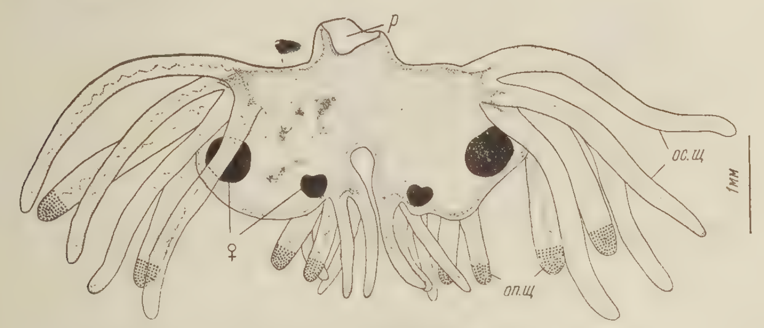


Рис. 4. 24-щупальцевый полип с четырьмя женскими гонадами в начале деления надвое

р — *рот*, *оп. щ* — опорные щупальца, *ос. щ* — осязательные щупальца, ♀ — женские гонады

В 1956 г. культура полипов существовала у нас 130 дней, т. е. до 3 октября, тогда как прежним исследователям не удавалось сохранить ее дольше середины июля.

По данным А. Н. Липина (1915, 1922, 1925), гонады у полипов появляются в конце июня. Мы наблюдали первые закладки женских гонад 9 июля 1956 г. Как и А. Н. Липин, мы можем отметить, что число их непостоянно, от одной до восьми, обычно две или четыре (рис. 4); появившиеся гонады могут снова исчезнуть. У одной и той же особи они развиваются несинхронно. Гонады другого типа, которые А. Н. Липин вначале считал семенниками и зародышами (1915), а позднее — стадиями развития одних и тех же органов, названных «загадочными образованиями» (1925), мы наблюдали впервые 21 июля. Гистологическое исследование показывает, что это мужские гонады. Эти гонады, в отличие от женских, более стабильны — они не исчезают после закладки, число их у 12-щупальцевых форм, за редким исключением, почти всегда равно четырем (рис. 5). Они могут закладываться и у особей, обладающих женскими гонадами, вследствие чего такие полипы некоторое время являются гермафродитами. Однако мужские гонады почти всегда в подобных случаях развиваются дальше, тогда как женские исчезают. Интересно отметить, что после появления в культуре полипов особей с мужскими гонадами наступает период, когда в популяции почти не остается женских особей. Только по прошествии некоторого времени число последних восстанавливается, но оно уже меньше, чем было до появления полипов с мужскими гонадами.

Полипы с мужскими гонадами обычно мельче (размеры тела без учета длины щупалец 1,5—2 *мм*), чем полипы с женскими гонадами (2,5—3,5 *мм*). Первые, как правило, 12-щупальцевые, тогда как женские особи очень часто имеют 12 обычных щупалец и 12 маленьких щупалец, заложившихся на аборальном полюсе. Этим объясняется разница в размерах полипов, а также то обстоятельство, что женские особи продолжают раз-

множение делением. Мужские 12-щупальцевые полипы делятся гораздо реже, тогда как такие же особи или гермафродитные, имеющие более 12 щупалец, по размеру и темпу деления заметно не отличаются от женских.

Гонады обоих типов наблюдались до самого конца жизни культуры полипов. Однако личинок Polypodium получить не удалось.

Молодые паразитические стадии развития. Летом (7, 10 и 12 июля 1955 г. и 19 июня 1956 г.) в стерлядях-самках третьей стадии зрелости были найдены ранние паразитические стадии развития Polypodium. Зараженные икринки этой стадии зрелости мало отличаются

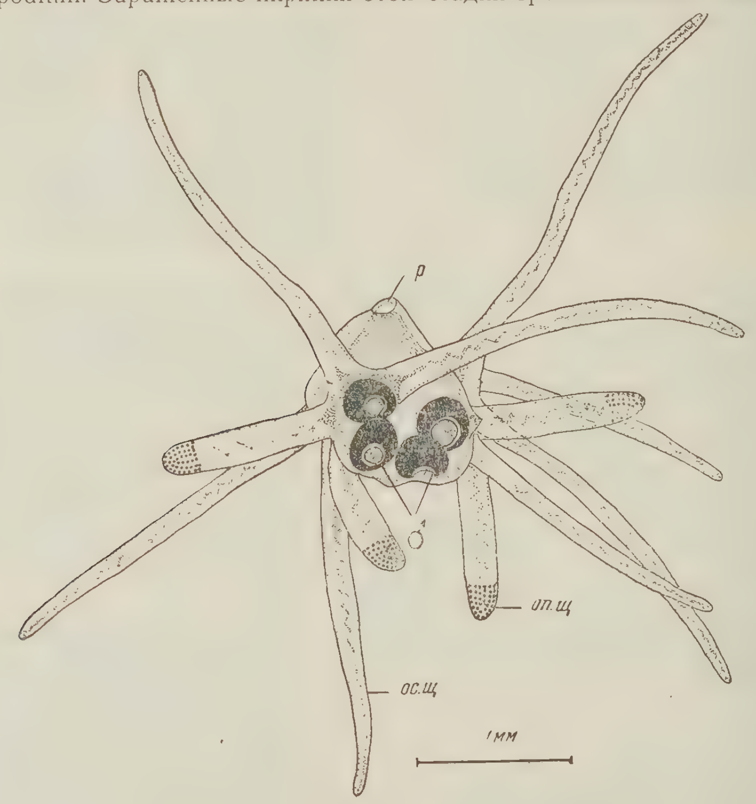


Рис. 5. 12-щупальцевый полип с четырьмя мужскими гонадами, вид сбоку и снизу

оп. щ — опорные щупальца, *ос. щ* — осязательные щупальца, *р* — рот, ♂ — мужские гонады

от здоровых: они лишь несколько крупнее и темнее, поэтому без достаточного навыка отыскивать их довольно трудно. Интенсивность заражения сравнительно невысокая: удавалось обнаружить по 30—40 и более зараженных икринок. Заключенные в такие икринки паразиты имеют вид двуслойной планулообразной личинки (рис. 6). Энтодерма обращена к желтку икринки, т. е. расположение зародышевых листков обратное. Личинки покрыты жгутиками, но совершенно неподвижны. Размеры их колеблются в пределах от 0,5 до 2,7 *мм,* чаще встречаются экземпляры около 1 *мм* длиной. Они видны простым глазом и кажутся молочно-белыми. Более крупные личинки имеют слабые вздутия — зачатки почек (рис. 6, *в*).

III стадия зрелости яичника стерляди — стадия накопления желтка. Вероятно, заражение икры стерляди начинается именно на этой стадии, когда паразит может найти себе пищу в икринке — накапливаемый желток. Яичники самок более ранней, II стадии зрелости не заражены (просмотрено более 150 экз. стерлядей).

Осенние и зимние паразитические стадии развития Polypodium. По мере роста планулообразная личинка Polypodi-

Рис. 6. Молодые планулообразные личинки Polypodium из икры стерляди III стадии зрелости

а, б — более молодые личинки, *в* — начало образования почек



Рис. 7. Участок столона Polypodium без щупалец из икры стерляди IV стадии зрелости

um удлиняется и образует столон, на котором развиваются почки. В самках стерлядей IV стадии зрелости, когда икра содержит много желтка и имеет характерный темный цвет, мы находим более развитые столоны, с

большим количеством почек, но еще не имеющие щупалец. Размеры каждой почки около 1,5 *мм*. Такие столоны (рис. 7) были обнаружены 15 и 31 августа 1955 г. Щупальца закладываются, по-видимому, только осенью, в сентябре. Столоны со щупальцами, находящимися в их полости, т. е. с внутренними щупальцами, были найдены в икре двух стерлядей IV стадии зрелости, пойманных в сентябре на Северной Двине (материал Г. М. Персова) и 23 сентября на Каме.

В конце марта 1956 г. выловленные в Каме у Чистополя самки IV стадии зрелости также содержали столоны Polypodium с внутренними щупальцами, сходные с сентябрьскими.

Таким образом, в течение всей зимы и весны, вплоть до выворачивания перед нерестом, столоны Polypodium не претерпевают значительных изменений, так же как и здоровая икра на протяжении всей IV стадии зрелости (рис. 8).

Обсуждение результатов

В результате проведенных наблюдений удалось выявить строгую согласованность стадий развития Polypodium в икре стерляди с темпом развития самой икры. Установлено, что каждой стадии зрелости яичника рыбы отвечает определенная стадия развития Polypodium (рис. 8). Так, яичники самок стерляди до III стадии зрелости не заражены; в икре III стадии встречаются молодые планулообразные личинки, развивающиеся

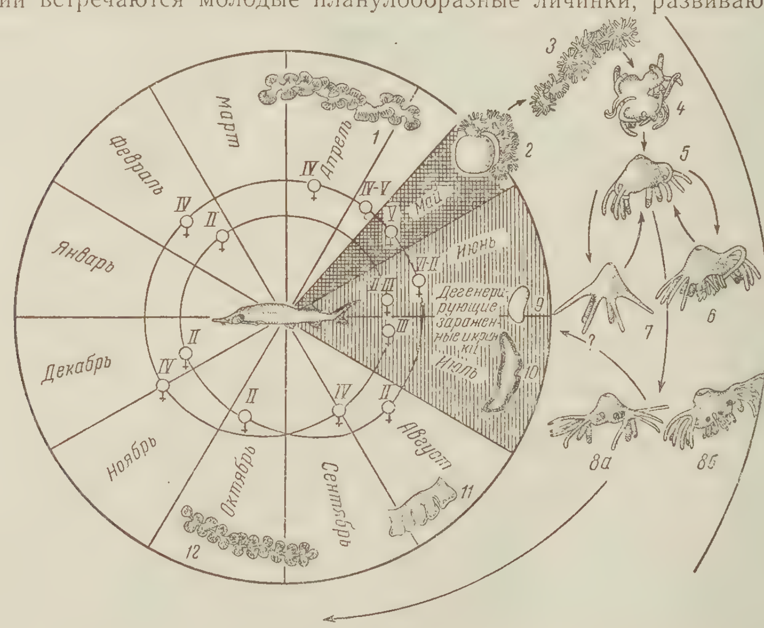


Рис. 8. Схема соотношения цикла развития Polypodium с циклом созревания яичников стерляди. Внутри круга — паразитические стадии развития Polypodium, вне круга — свободноживущие

1 — столон с внутренними щупальцами, *2* — выход столона из икринки, *3* — вышедший в воду столон, *4* — участок распавшегося столона, состоящий из двух особей, *5* — 12-щупальцевый полип, *6*—24-щупальцевый полип, *7* — шестищупальцевый полип, *8а* — 12-щупальцевый полип с мужскими гонадами, *8б* — 24-щупальцевый полип с женскими гонадами, ? — неизвестны инвазионная стадия и способ заражения икры, *9* и *10* — молодые личинки Polypodium в икре III стадии зрелости, *11* — столон без щупалец в икре IV стадии зрелости, *12* — столон с внутренними щупальцами, ♀ II — ♀ VI — стадии зрелости яичников стерляди (принимается 2-годичная периодичность цикла яичников стерляди). Штриховка в клетку — период максимального нереста, вертикальная штриховка — весь период нереста

в столоны с первичными почками; в икре IV стадии — столоны с почками, в которых вскоре закладываются щупальца: на IV—V стадиях зре-

лости икры происходит выворачивание столонов Polypodium; на V — выметывание их и, наконец, на VI—II стадиях зрелости наблюдаются остатки невыметанных дегенерирующих икринок с Polypodium.

Соответствие цикла развития Polypodium темпу развития яичников осетровых подтверждается еще одним интересным фактом. Именно, у текучей самки осетра, пойманной 30 августа 1955 г., многие столоны Polypodium имели наружные щупальца, а некоторые или еще не вывернулись, или находились в процессе выворачивания. Во-первых, этот факт еще раз подтверждает предположение, что выворачивание столонов эктодермой наружу происходит перед самым выметыванием икры. Во-вторых, нахождение таких стадий развития в конце августа в икре осетра, т. е. в то время, когда в икре стерляди имеются уже сильно развитые столоны Polypodium нового заражения, еще раз говорит о том, что темп развития яичников осетровых определяет собой степень развития паразитирующих в них столонов Polypodium. Действительно, аналогичные стадии развития у стерляди встречаются обычно в мае. Однако другая зараженная Polypodium самка осетра, вскрытая в мае после инъекции, имела зараженные икринки с вывернувшимися столонами, т. е. не отличавшимися от тех, которые характерны для зараженных икринок, полученных от инъецированных стерлядей. Таким образом, развитие паразитирующих в икре столонов Polypodium подчиняется темпу развития яичников каждой данной особи рыбы.

В работе 1915 г. А. Н. Липин указывает, что период свободной жизни полипов заканчивается примерно в сентябре, когда в стерлядях уже встречаются довольно развитые колонии Polypodium, т. е. в продолжение некоторого времени паразитические и свободноживущие формы существуют одновременно. Отсюда автор делает вывод, что подобное соотношение возможно, по крайней мере, только при 2-годичном цикле развития. При этом А. Н. Липин предполагает, что «из этих двух лет на период свободного существования приходится не более 4 месяцев (с половины мая до половины сентября), т. е. $^1/_6$ всего цикла; остальные же $^5/_6$ (год и восемь месяцев) Polypodium проводит, по-видимому, в паразитическом состоянии». Нам кажется, что на основании фактов нахождения молодых паразитических стадий Polypodium у стерляди в икре III стадии зрелости, можно утверждать, что цикл Polypodium одногодичен. Он не может быть двухгодичным хотя бы потому, что период созревания икры от III стадии до стадии текучести занимает менее года. Случаи дегенерации зараженной икры у отнерестовавших самок также свидетельствуют о том, что заражение не передается на последующие поколения икринок и паразитическая фаза не может длиться дольше того периода, который протекает от III стадии зрелости яичников до нереста. Паразитическая часть цикла могла бы занимать более чем годичный период только в том случае, если бы были найдены молодые стадии Polypodium в стерляди-самке II стадии зрелости. Тогда цикл представлялся бы нам следующим образом: внедрившаяся в рыбу личинка в течение зимы и весны, до перехода икры стерляди в III стадую зрелости, почти не развивается; от III до IV стадии зрелости икры почкуется столон, закладываются щупальца, после чего наступает вторая зимняя «диапауза» (в икре IV стадии зрелости). Весной столоны выворачиваются и выметываются. Однако пока таких данных нет.

Нам кажется, что подобные находки маловероятны, так как на II стадии зрелости яичников, когда еще не начался вителлогенез, паразит не может найти себе подходящей пищи в икринке. В икре же III стадии зрелости он может питаться накапливаемым желтком.

В пользу одногодичности цикла Polypodium свидетельствуют также данные А. Н. Лукина (1941) о том, что хотя бы некоторая часть стерлядей нерестует ежегодно. Такие стерляди, по-видимому, очень недолгое время могут быть свободными от Polypodium, так как период II стадии зрелости

их яичников проходит очень быстро — за 1—2 месяца. Стерляди, нерестующие через год, имеют тот же период зараженности, что и стерляди предыдущей группы (около 10 месяцев — от III стадии до VI—II), но затем их яичники всегда гораздо больший срок бывают свободными от паразитов, так как почти годичная продолжительность II стадии перед подготовкой к следующему нересту естественным образом обеспечивает «передышку» в заражении Polypodium. Однако и в том и в другом случае мнение А. Н. Липина о более чем годичной длительности паразитической фазы цикла Polypodium не подтверждается.

Одновременное существование паразитической и свободноживущей фаз легко объясняется тем, что сезон заражения стерляди, по всей вероятности, сильно растянут.

Так, мы находили зараженных самок III стадии зрелости в июне и в июле, А. Н. Липин (1911) сообщает о нахождении двух молодых паразитических личинок в мае, М. М. Усов — 5 сентября (вероятно, в обоих последних случаях Polypodium были обнаружены в икре стерляди III стадии зрелости). Об этом же говорят срок жизни полипов в культуре (до октября 1956 г.) и находки свободноживущих полипов в августе в дельте Волги (Державин, 1910), а также 20 сентября 1920 г. в р. Оке у г. Мурома (Жадин, 1940).

Однако с точки зрения одногодичности цикла трудно объяснить раннее заражение икры стерлядей III стадии зрелости, найденное нами 19 июня, а А. Н. Липиным — в мае 1910 г. В этом случае приходится предполагать, что в природе созревание свободноживущих полипов происходит очень быстро, примерно в течение месяца. Если на Каме стерлядь чаще всего нерестует с середины до конца мая (Шмидтов, 1939) и полипы в это время начинают вести свободный образ жизни в реке, то уже в июне какая-то часть должна успеть дать гонады, произвести личинок и заразить икру стерляди. Между тем, в микроаквариумах у полипов первые гонады появились только 9 июля. Если же допустить отдельные случаи перезимовывания свободноживущих половозрелых особей и таким образом объяснить раннее заражение икры самок III стадии, то можно говорить о факультативной двухгодичности цикла. Этот случай, видимо, мало вероятен, так как в его пользу нет никаких данных. Таким образом, имеющиеся в нашем распоряжении факты говорят скорее в пользу одногодичности цикла, чем против нее.

Незнание той фазы развития Polypodium, которая каким-то путем проникает в рыбу, а затем в икру (свободная планулообразная личинка?), является единственной помехой, не позволяющей нам полностью отбросить точку зрения двухгодичности цикла.

Несомненный интерес представляет вопрос о мерах борьбы с этим паразитом. Поскольку полный цикл развития Polypodium до конца еще не раскрыт, пока можно рекомендовать лишь такие профилактические мероприятия, которые препятствуют дальнейшему распространению этого животного: 1) прежде всего, необходимо строго следить за тем, чтобы рыбаки и рыбоводные пункты не выбрасывали в воду зараженную Polypodium икру, как это делают на Волге и Каме; в этом случае из нее выходят столоны Polypodium, и количество полипов в водоеме увеличивается; 2) поскольку зараженной оказывается икра в III—VI стадиях зрелости, то икряных самок осетровых рыб нельзя брать в целях акклиматизации из водоемов, неблагополучных в отношении Polypodium; 3) при перевозке оплодотворенной икры необходима очень тщательная проверка и выбраковка зараженных Polypodium икринок.

Выводы

1. Заражение икры стерляди происходит в июне — июле на III стадии зрелости, в период накопления желтка. Молодые паразитические личинки

похожи на планул, покрыты жгутиками и имеют обратное расположение зародышевых листков.

2. В течение осени в яичниках стерлядей IV стадии зрелости происходит почкование столона и закладка щупалец. Зимой столоны Polypodium, вероятно, не развиваются, как и здоровая икра IV стадии зрелости.

3. Весной (с конца марта до середины мая) в икре стерлядей IV—V стадий зрелости находятся столоны с обратным расположением зародышевых листков и с внутренними щупальцами.

4. Выворачивание столонов Polypodium эктодермой наружу происходит непосредственно перед нерестом, при переходе икры в стадию текучести.

5. Столоны освобождаются из зараженных икринок в полости тела хозяина и выметываются со здоровой икрой или же выходят из зараженных икринок уже в воде. Столоны разделяются на 30—60 одиночных полипов.

6. Часть зараженных икринок не выметывается и дегенерирует в яичниках отнерестовавших особей. Следующим генерациям овоцитов заражение не передается. Новое заражение Polypodium возможно лишь тогда, когда икра отнерестовавшей стерляди достигает III стадии зрелости.

7. В течение лета (с мая по октябрь) в воде развиваются свободноживущие полипы, размножающиеся продольным делением. У них образуются женские и мужские гонады (в культурах — в июле), причем полипы продолжают размножение путем деления надвое. Половые продукты Polypodium и способ заражения икры остаются неизвестными.

8. Установлено, что цикл развития Polypodium строго согласован с темпом развития гонад осетровых рыб. По всей вероятности, цикл одногодичен.

9. В целях борьбы с заражением осетровых рыб предлагаются профилактические меры, ограничивающие дальнейшее распространение Polypodium.

ЛИТЕРАТУРА

Гербильский Н. Л., 1941. Метод гипофизарных инъекций и его роль в воспроизводстве рыбных запасов, Изд. Ленингр. ун-та.

Державин А., 1910. Zwei beachtenswerte Funde, Hypania und Polypodium in Wolga-Delta, Zool. Anz., Bd. 36, Hft. 24.

Детлаф Т. А., и Гинзбург А. С., 1954. Зародышевое развитие осетровых рыб (севрюги, осетра и белуги) в связи с вопросами их разведения, Изд-во АН СССР, М.

Догель В. А., 1940. Новые местонахождения и новые хозяева Polypodium hydriforme, Зоол. журн., т. 19, вып. 2.

Жадин В. И., 1940. Фауна рек и водохранилищ, Тр. ЗИН АН СССР, т. 5, вып. 3-4.

Липин А. Н., 1908. Краткий очерк морфологического и гистологического строения пресноводной формы целентерат Polypodium hydriforme, Прилож. к протоколам засед. Об-ва естествоиспыт. при Казанском ун-те, № 245.—1909. Über den Bau des Süsswasserpolypen Polypodium hydriforme Uss. (Vorläufige Mitteilung) Zool. Anz., Bd. 34, Hft. 11—12.—1910. К биологии Polypodium hydriforme Uss., Тр. Об-ва естествоиспыт. при Казанском ун-те, т. 42, вып. 5.—1911. Die Morphologie und Biologie von Polypodium hydriforme Uss., Zool. Jb., Anat., Bd. 31.—1911a. Über ein neues Entwicklungsstadium von Polypodium hydriforme Uss., Zool. Anz. Bd. 37.—1915. Половозрелая форма, филогения и систематическое положение Polypodium hydriforme Uss., Тр. Об-ва естествоиспыт. при Казанском ун-те, т. 47, вып. 4.—1922. К вопросу о числе и расположении гонад у Polypodium hydriforme Uss., Русск. Гидробиол. журн., т. 1, № 2 и 3.—1925. Geschlechtliche Form, Phylogenie und systematische Stellung von Polypodium hydriforme Uss., Zool. Jb., Anat., Bd. 47.

Лукин А. В., 1941. О повторности нереста у стерляди, ДАН, т. XXXII, № 2.—1941a. О стадиях половой зрелости у стерляди, ДАН, т. XXXII, № 5.

Наумов Д. В., 1956. Морской проточный микроаквариум, Природа, № 1.

Недошивин А. Я., 1928. Материалы по изучению Донского рыболовства, Тр. Азовско-Черноморск. промысл. экспед., № 4.

Овсянников Ф. В., 1871. Über einen neuen Parasiten in den Eiern des Sterlets, Mélagnes biologiques tirés du Bull. Acad. Sci. St.-Peterb., т. 8.

Трусов К. З., 1947. Биологические и экспериментальные основы мероприятий по восстановлению запасов Аральского шипа, Тр. лабор. основ рыбоводства, т. I.
Усов М. М., 1885. Polypodium hydriforme — новая форма пресноводных целентерат, Тр. Казанск. Об-ва естествоиспыт., т. 14, вып. 6.
Шмидтов А. И., 1939. Стерлядь, Тр. Казанск. ун-та, кн. 99, вып. 5-6.
Rašin K., 1930. Nalez parasitu Polypodium hydriforme Ussov a Cystoopsis acipenseri Wagn., v. naši sterledi Reparát ze 168. Schüze Čsl. biolog. společn. v. Brně, dne 44, II prosince 1929. Biolog. Listy 10.

THE LIFE CYCLE OF POLYPODIUM HYDRIFORME USSOV (COELENTERATA)

E. V. RAJKOVA

All-Union Research Institute of Lake and River Fishery Management (Leningrad)

Summary

In the lower stream of the Kama-river the eggs of 78 p. c. of the sturgeon females (Acipenser ruthenus L.) of the III, IV and Vth maturity-stage (after Nedoshivin, 1928) were infected with Polypodium.

The life cycle of Polypodium is correlated with the developmental cycle of the ovaries of its host. The infestation of the eggs takes place in June — July, at the IIIrd stage of the ovary maturity. The parasites are similar to planula flagellated larvae, with inversely arranged embryonic layers. In the eggs of the IVth stage the larva grows into a stolon with buds; the tentacles are formed in September. Stolons as well as uninfected eggs do not undergo any conspicious changes in winter. In the spring, previous to spawning (IV—Vth stage of the ovary maturity) the stolons evaginate so that the ectoderm becomes to lie outside; this phenomenon could be brought about artificially by means of the pituitary injection. At the spawning period the stolons go into the water and divide in single polyps which reproduce by means of longitudinal division. Polyps were cultivated during 130 days (from May 26 up to October 3, 1956). In the mid-July female and then male gonads were formed in the polyps, thereby unisexual individuals were found more often than the germafrodic ones.

A part of the infected eggs is not spawned during the spawning period and degenerates in the ovaries. The infection with Polypodium is not transmitted to the succeeding generations of the oocytes; after spawning and up to the IIIrd stage the sturgeon eggs are free from Polypodium. As the period from the IIIrd stage to spawning lasts in the sturgeon less than one year, the life cycle of Polypodium takes presumably no more than one year (cf. the scheme of fig. 8).

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1958, том XXXVII, вып. 3

СТРОЕНИЕ КОПУЛЯТИВНОГО АППАРАТА САМЦОВ ПРЕСНОВОДНЫХ ВОЛОСАТИКОВ (NEMATOMORPHA, GORDIOIDEA)

Е. С. КИРЬЯНОВА

Зоологический институт Академии наук СССР (Ленинград)

До настоящего времени в литературе нет описаний копулятивных органов волосатиков (Nematomorpha). Известны разнообразные шиповидные и щетинкообразные выросты на заднем конце тела самцов, расположение и форма которых имеют важнейшее значение в систематике этих червей. Вместе с тем считается, что специальные копулятивные органы у самцов волосатиков (Nematomorpha) отсутствуют, а поэтому отверстия клоак самца и самки никогда плотно не прилегают друг к другу в момент копуляции (M. Rauther, 1930, стр. 440, рис. 479; L. H. Hyman, 1951, стр. 464, рис. 205).

В действительности, как показали наши исследования, это представление оказалось ошибочным. Все пресноводные волосатики имеют довольно сложно устроенные копулятивные органы; конечно, они имеются и у морских волосатиков, но последние, к сожалению, в нашем материале отсутствовали.

Задача статьи ограничивается поэтому рассмотрением копулятивного аппарата только пресноводных волосатиков.

По Е. С. Кирьяновой (1954), всех пресноводных волосатиков можно подразделить на четыре отряда: Chordodida, Parachordodida, Paragordiida и Gordiida, предварительному описанию копулятивных органов которых и посвящено данное сообщение. Многие детали строения этих органов нами еще недостаточно выяснены, они изучены лишь у нескольких видов. В будущем предстоит изучить копулятивные органы у всех известных видов. В этом направлении нами проделаны только первые шаги.

Половые железы у волосатиков парные. Семенники начинаются на расстоянии менее 0,5 *мм* от начала головы и тянутся вдоль всего тела на спинной стороне (рис. 1 и 2). Это мешковидные образования, стенка которых состоит из однослойного эпителия, внутри сплошь заполненные сперматозоидами. У молодых особей, взятых из тела животных-хозяев, можно видеть начальные стадии развития сперматозоидов по всей длине тела червя; это, по-видимому, дало повод Маю (H. G. May, 1919) считать, что сперматозоиды окончательно созревают в теле самки. В действительности, созревание сперматозоидов наблюдается у самцов волосатиков после выхода последних из хозяина и происходит одновременно на протяжении всего тела. Следует отметить, что у молодых особей сперматозоиды лежат плотной массой (рис. 1). У более старых волосатиков, с вполне созревшими половыми продуктами, между спермой и стенкой гонады возникают просветы, которые все увеличиваются по мере вывода спермы наружу (рис. 2). У освободившихся от спермы гонад стенки слипаются так сильно,

что иногда на поперечных срезах о положении семенника можно судить только по оставшимся двум полоскам тончайшего эпителия.

Неподалеку от клоаки половые трубки образуют явственные расширения для скопления спермы, которые можно обозначить как «семенные

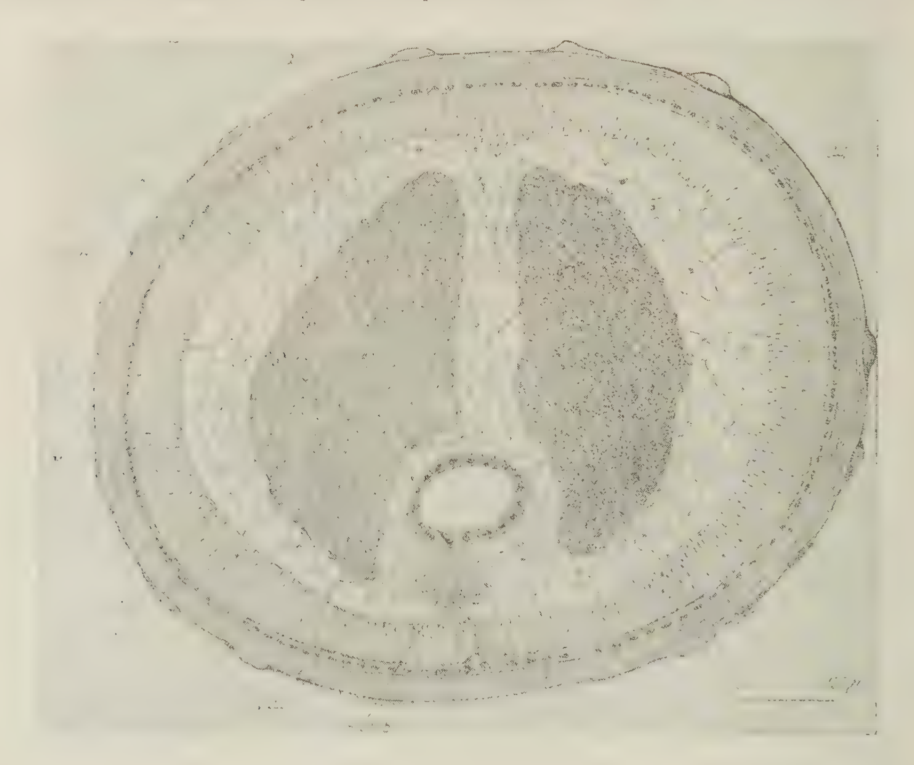


Рис. 1. Parachordodes pustulosus (Baird, 1853). Самец. Поперечный разрез в средней части тела (ориг.)

а — ареолы (самые крупные с пóрой канала железистой клетки в центре), *г* — гиподерма, *к* — кутикула, *киш* — кишечник, *н. ств* — нервный ствол, *м* — мышцы, *пар* — паренхима, *сем* — семенники, *щ* — щетинки

резервуары»; форма их несколько варьирует у отдельных видов. Из семенных резервуаров сперма выводится сильно суженными, по сравнению с самими резервуарами, семяпроводами, снабженными толстыми стенками с мощной кольцевой мускулатурой (рис. 3). Не совсем ясно, следует ли рассматривать эти семяпроводы как семяизвергательные каналы, парные у волосатиков, или же как настоящие семяпроводы, которые затем впадают в непарный семяизвергательный канал, настолько короткий, что его не всегда можно ясно отделить от мускулистой части копулятивного органа, в которую сперма поступает из семяпроводов.

Кишечник на некотором расстоянии выше клоаки перемещается с брюшной на спинную сторону и входит в клоаку со спинной стороны (рис. 4 и 5). Клоака имеет форму широко раздутой или узкой бутыли, расположенной фронтально почти перпендикулярно к длинной оси тела волосатика. Стенки ее состоят из гиподермы, у половины клоаки покрытой толстым слоем кутикулы (рис. 6). Семяпроводы входят в клоаку с верхней боковой стороны и поступают в копулятивный орган, который лежит в верхней боковой части клоаки (у Gordius), а часто занимает весь просвет клоаки на протяжении ее верхних двух третей. При просматривании просветленных тотальных препаратов создается полное впе-

чатление, что прямая кишка проходит через всю полость клоаки с ее нижней стороны и открывается рядом с половым отверстием, немного ниже его. На продольных и поперечных срезах видно, что до впадения в клоаку слой эпителиальных клеток внутри кишки резко выделяется благодаря

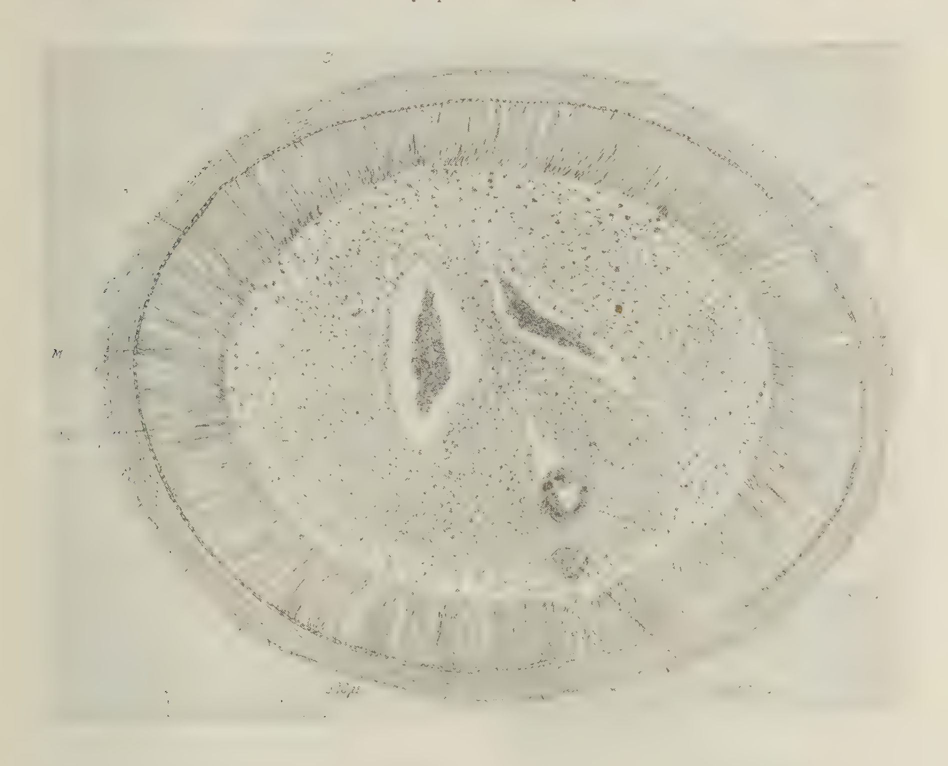


Рис. 2. Chordodes skorikovi Camerano, 1903. Самец. Поперечный разрез в средней части тела, ближе к головному концу (ориг.)

а — ареолы, очень разнообразно устроенные у этого вида, *г* — гиподерма, *к* — кутикула, *киш* — кишечник, *м* — мышцы, *н. ств* — нервный ствол, *пар* — паренхима, *сем* — семенник

своей значительной толщине и крупным ядрам. После впадения в клоаку слой эпителия исчезает, а стенка прямой кишки кажется состоящей из тонкой хитиноидной пленки. В горле клоаки часто имеются особые чувствительные шипики и бугорки (рис. 7) или щетинки, которые иногда сидят очень густо (рис. 5, *5*). Вблизи отверстия клоаки имеются особые половые щетинки (рис. 7,*1* и *3*), весьма характерные для отдельных групп волосатиков.

У Progordius maculosus Kirjanova, 1950 вблизи отверстия клоаки по обеим ее сторонам располагаются чувствительные шипы (или бугры), пронизанные протоком железистой клетки, ведущим к гиподерме через всю толщу кутикулы (рис. 7,*6*).

Перейдем к описанию устройства копулятивного органа у представителей отдельных отрядов волосатиков, отметив, что он совсем не похож на спикулы нематод и тем самым свидетельствует о глубоких различиях, существующих в устройстве тела этих червей.

Отряд **Chordodida.** Из этого отряда мною проанализировано три самца Chordodes anthophorus Kirjanova, 1950 (рис. 7 и 8). Выделить с нужной четкостью весь копулятивный аппарат этого волосатика мне не удалось. По совокупному же изучению продольных и поперечных срезов, а также тотального препарата заднего конца тела самцов Ch. anthophorus Kirja-

Рис. 3. Gordius setiger A. Schneider, 1866. Самец. Поперечный разрез в задней части тела близ клоаки (ориг.)

киш — кишечник, переместившийся на спинную сторону, *н. ств* — нервный ствол, разделившийся на три части, *с. к* — семяизвергательные каналы, окруженные мощной кольцевой мускулатурой

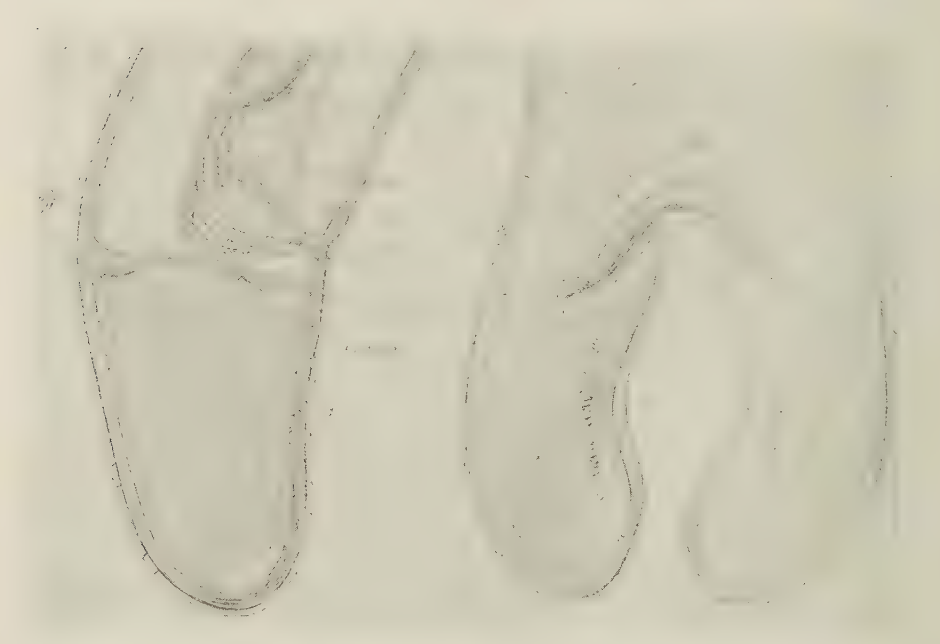


Рис. 4. Gordius setiger A. Schneider, 1866. Самец. Задние концы тела (просветленные тотальные препараты, ориг.). *1* — вид сбоку, *2* — вид с брюшной стороны

г — гиподерма, *з. скл. к* — заклоакальная складка кутикулы, *к* — кутикула, *киш* — кишечник, *кл* — клоака, *кут. пр* — кутикулярная прослойка между ветвями хвостовой вилки, *о. кл* — отверстие клоаки, *п* — пенис, *с. к* — семяизвергательные каналы, *с. р* — семенной резервуар, *щ* — щетинки



Рис. 5. Gordionus frigidus Kirjanova, sp. n. Самец. *1* — задний конец тела с брюшной стороны, *2* — он же у другого экземпляра, вид сбоку, в полуоборот к брюшной стороне, *3* — голова, *4* — половые сосочки, расположенные на брюшной стороне тела за клоакой, *5* — концевая часть пениса, *6* — щетинки из рядов, расположенных на некотором расстоянии от отверстия клоаки на брюшной стороне (по просветленным тотальным препаратам, ориг.)

ан — анальное отверстие, *кл* — клоака, *о. кл* — отверстие клоаки, *п* — пенис, *пр. к* — прямая кишка, *п. с* — половые сосочки, *р. щ* — ряды щетинок

nova, 1950 можно было прийти к следующему заключению. Семяпроводы или семяизвергательные каналы относительно широкие, со слабо мускулистыми стенками, длиной 145μ. Копулятивный орган состоит из 2 частей, из которых основная мускулистая часть с гладкими на поверхности, тонкими стенками, длиной около 49 μ. Очень нежная, прозрачная, вооруженная многочисленными шипиками и щетинками концевая часть копулятивного органа, по-видимому (по аналогии с другими волосатиками), состоит

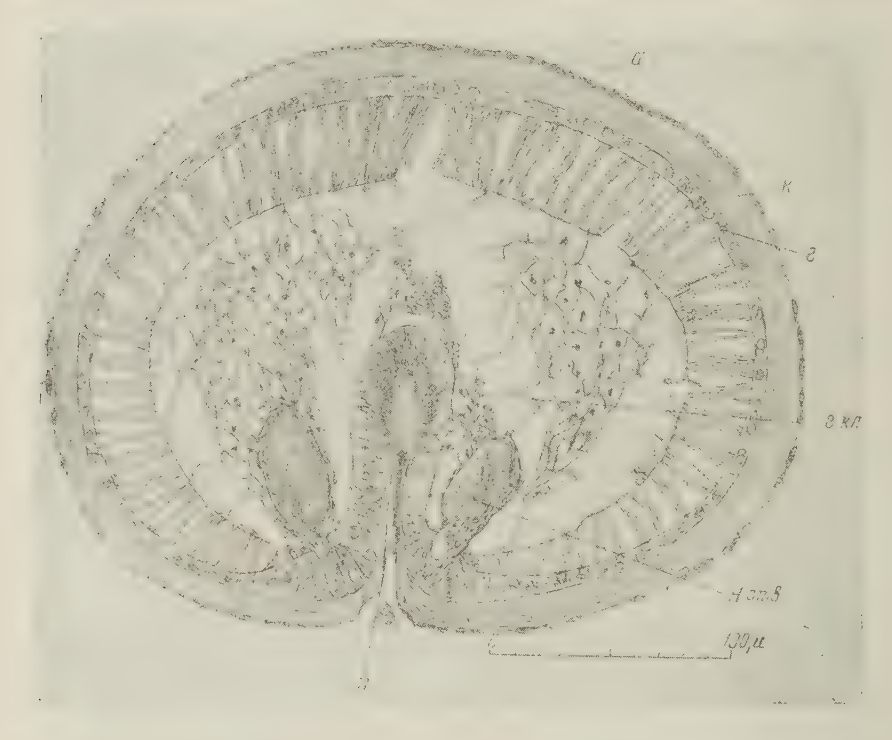


Рис. 6. Progordius maculosus Kirjanova, 1950. Самец. Поперечный разрез через задний конец тела в области клоаки (ориг.)

а — ареолы кутикулы, *г* — гиподерма, *г. кл* — слой гиподермы в стенке клоаки, *к* — кутикула, *н. ств* — нервный ствол, разделившийся на два, *п* — пенис

из 5 частей, из которых на рис. 7 изображены 3, хорошо сохранившиеся на одном из продольных срезов. Длина концевой части около 55 μ, ширина 8 μ. На самой вершине концевой части копулятивного органа сидят в виде двух венчиков, окружая выводное отверстие, многочисленные маленькие щетинки (рис. 7, *4*). В горле, близ самого отверстия клоаки и на некотором расстоянии от нее, расположены весьма своеобразные членистые щетинки (рис. 7,*3*).

Таким образом, на основании анализа Ch. anthophorus Kirjanova, 1950 можно предположить, что копулятивный орган (который, по-видимому, можно обозначить термином «пенис») Chordodida состоит из 2 частей, членистой концевой и нечленистой мускулистой (основной) частей. Концевая часть пениса вооружена многочисленными шипиками и щетинками, которые встречаются также в горле клоаки и близ ее отверстия.

Отряд **Parachordodida.** Устройство копулятивного аппарата было проанализировано нами всего у трех видов волосатиков из этого отряда, а именно: у Parachordodes pustulosus (Baird, 1853), у P. speciosus (Janda, 1894) и у Gordionus frigidus Kirjanova, sp. n. В их числе всего было просмотрено 12 самцов первого вида, шесть самцов второго и пять самцов

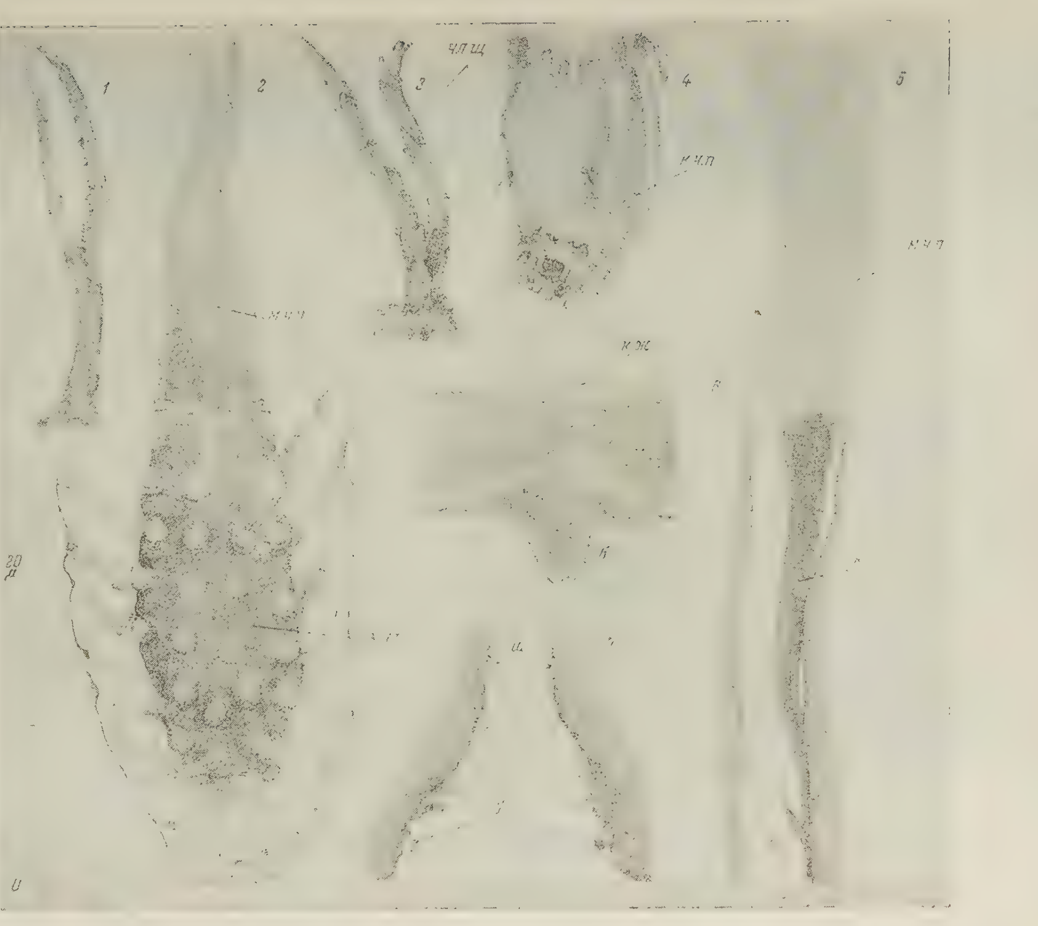


Рис. 7. Устройство пениса, половых щетинок и бугорков у Parachordodes pustulosus (Baird, 1853) (*1—2*), Chordodes anthophorus Kirjanova, 1950 (*3—4*) и Progordius maculosus Kirjanova, 1950 (*5, 6, 7*). *1* и *3* — щетинки близ отверстия клоаки, *2*, *4* и *5* — пенисы, *6* — бугорок на поверхности кутикулы близ ануса, *7* — шипики и бугорки в горле клоаки близ ее отверстия (по поперечным и продольным срезам через задние концы тела самцов в области клоаки, ориг.)

б — половые бугорки *к. ж* — канал железистой клетки, сидящей в гиподерме, *кр* — крючок на вершине пениса, *к. ч. п* — концевая часть пениса, *м. ч. п* — мускулистая часть пениса, — *ш* — шипики в горле клоаки, *чл. щ* — членики щетинки

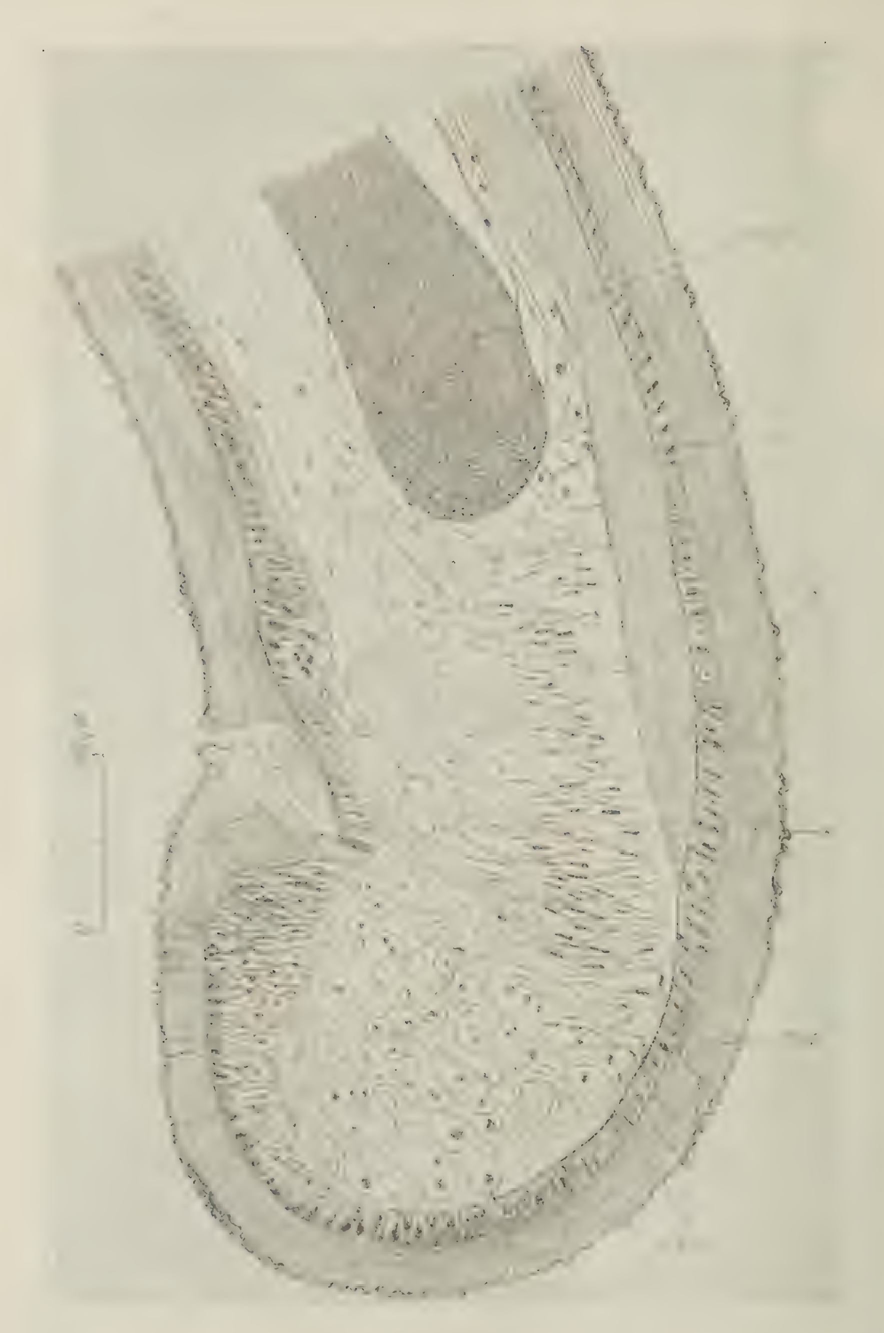


Рис. 8. Chordodes anthophorus Kirjanova, 1950. Самец. Продольный разрез через задний конец тела (ориг.)

а — ареолы кутикулы, *г* — гиподерма, *к* — кутикула, *к. кут* — каналы в кутикуле, ведущие к гиподерме, а иногда и к паренхиме (изображены значительно более грубыми, чем в действительности и в сильно уменьшенном количестве; они пронизывают кутикулу равномерно в громадном числе), *п*—пенис, *пар* — паренхима, *сем. р*—семенной резервуар

третьего. Для анализа были изготовлены поперечные и продольные срезы, а кроме того, тотальные препараты задних концов тела и целых червей.

У молодого Parachordodes pustulosus (Baird, 1853), извлеченного из тела жука-медляка Blaps lethifera Marsh. (-B. obtusa Gyll.), удалось получить на несколько косом поперечном срезе продольный разрез через формирующийся пенис (рис. 7,*2*). Мускулистая часть пениса этого волосатика занимает в длину 165 μ (возможно, что в действительности она короче, но выглядит длиннее на косом срезе), а концевая (без выростов) —35 μ в длину и 14 μ в ширину. Форма концевой части яйцевидно-цилиндрическая, закругленная на конце, наружная поверхность усажена бугорками, расположенными в 8 рядов поперечно к главной оси концевой части. От каждого бугорка к стенке клоаки отходит по 1 отростку, длиной 5,5—6 μ. Никаких следов членистости как у основной, так и у концевой части пениса не было обнаружено. Вокруг отверстия клоаки и в близком соседстве с ней в изобилии сидят наполовину разветвленные на 2 отростка половые щетинки, у которых нижняя половина заметно массивнее верхней (рис. 7,*1*). Размеры щетинок варьируют от 24,5 до 30 μ в длину и от 2 до 3 μ в толщину у основания.

На продольном разрезе у старого самца P. speciosus (Janda, 1894), уже отложившего половые продукты, мускулистая часть пениса оказалась сильно раздутой и снабженной на поверхности многочисленными шипиками бугорковидной формы (рис. 9). Она занимала 135 μ в длину и 92 μ в ширину. Концевая часть пениса сильно сморщилась до размеров небольшого цилиндрика, длиной 40 μ и шириной 12 μ, несущего на конце пучок щетинок около 4 μ длиной. У Gordionus frigidus Kirjanova, sp. n. на тотальных препаратах, предварительно окрашенных кармином и просветленных в молочной кислоте, мускулистая часть копулятивного органа достигала в длину 64—65 μ, а концевая — 54 μ (рис. 5). Концевая часть пениса очень похожа на таковую у Ch. anthophorus Kirjanova, 1950 (рис. 7,*4*). Однако у Gordionus frigidus Kirjanova, sp. n. она конусовидной формы с 5 вложенными друг в друга члениками (рис. 5,*5*), а у Ch. anthophorus Kirjanova, 1950 кончик пениса цилиндрический с очень немного суженной вершиной. Из отверстия клоаки у этого вида торчит целая щетка волосков, которые чрезвычайно затрудняют рассматривание копулятивного аппарата. Многочисленные щетинки сидят также близ отверстия клоаки и, кроме того, в виде 2 полос расположены на некотором расстоянии от клоаки (рис. 5,*1*).

Следует отметить, что у всех Gordionus frigidus Kirjanova, sp. n. на тотальных препаратах было ясно видно, как широкие в большей части тела трубки гонад на расстоянии около 0,5—1 *мм* от клоаки значительно суживались и затем вновь расширялись перед клоакой. Вот эти-то расширения я и предлагаю называть семенными резервуарами, хотя они по ширине и не превосходят ширину гонад в средней части тела. У Gordionus frigidus Kirjanova, sp. n. семенные резервуары были протяжением 266 μ и шириной 110 μ, при ширине гонад перед ними 45 μ. Несколько далее к головному концу тела гонады вновь расширялись до 110 μ и более.

Анализ нескольких представителей из отряда Parachordodida не показал большого единства в строении их копулятивных органов. Общим является только наличие очень коротких семяпроводов и многочисленных щетинок, более или менее разветвленных в верхней части.

Отряд **Paragordiida.** В связи с относительно небольшим материалом из этого отряда мною проанализирован только один самец Progordius maculosus Kirjanova, 1950. Строение пениса у этого волосатика оказалось резко отличным от строения копулятивного органа у представителей всех других отрядов.

На поперечном срезе, окрашенном гематоксилином Эрлиха, отчетливо видно, что пенис P. maculosus Kirjanova, 1950 состоит из мускулистой

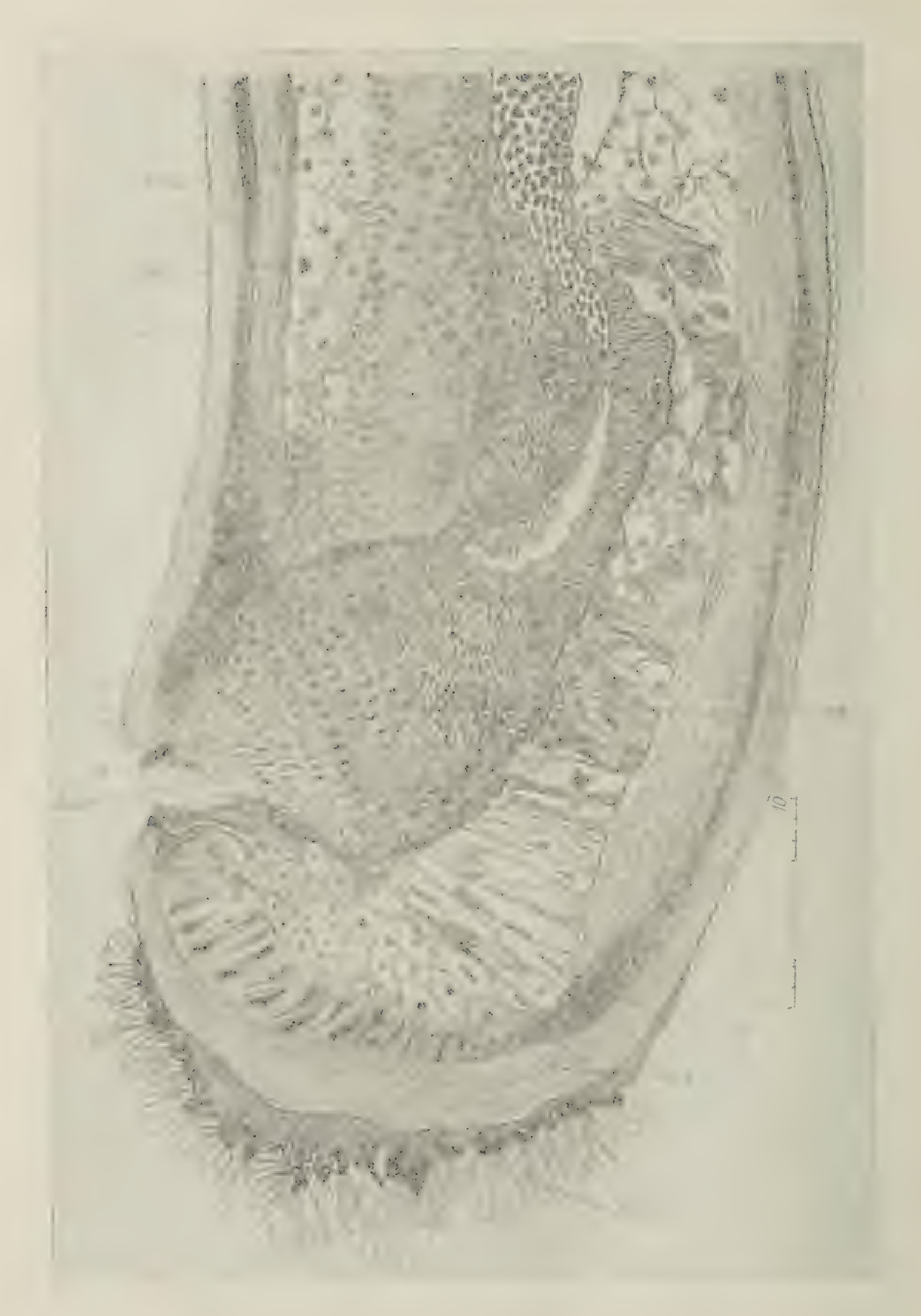


Рис. 9. Parachordodes speciosus (Janda, 1894). Самец. Продольный разрез через задний конец тела (ориг.);

водор — водоросль Gomphonema sp. (определение И. А. Киселева) *г* — гиподерма, *к* — кутикула, *киш* — кишечник, *кл* — клоака, *м* — мышцы, *о. кл* — отверстие клоаки, *п* — пенис, *пар* — паренхима

и похожей на стилет хитиноидной частей (рис. 6 и 7). Весь он сильно вытянут и занимает в длину 86,4 μ. Мускулистая часть пениса более короткая — 32,4×9 μ; она состоит из продольных мышечных волокон, которые окрасились гематоксилином Эрлиха значительно слабее, чем хитиноидная концевая часть. Последняя выглядит на препарате совсем черной. Длина концевой части пениса 54 μ, ширина у основания — 6 μ, а затем около 4 μ на большем ее протяжении. К вершине она несколько суживается и несет на конце 2 или 3 крючка, загнутых назад (рис. 6 и 7). Длина крючка, изображенного на рисунках, около 8 μ.

В горле клоаки имеются острые шипики и притупленные бугорки (рис. 7, *7*). На недалеком расстоянии от отверстия клоаки, на поверхности кутикулы волосатика сидят своеобразные, притупленные на вершине шипы (рис. 7, *6*), пронизанные протоком железистой клетки. Этот проток можно проследить через всю толщу кутикулы к гиподерме (рис. 6). Половых щетинок, столь характерных для предыдущих двух отрядов, у P. maculosus Kirjanova, 1950 не отмечено.

На основании анализа устройства пениса у P. maculosus Kirjanova, 1950 можно заключить, что Paragordiida, со столь своеобразным строением головного и хвостового концов тела у самца и у самки, не менее резко отличаются от других волосатиков и по форме копулятивного органа самцов.

Отряд **Gordiida**. Нами просмотрено довольно большое количество червей из этого отряда, принадлежащих к двум видам: Gordius setiger A. Schneider, 1886 и G. albopunctatus G. W. Müller, 1927.

Как и у других волосатиков, диаметр гонад у обоих названных видов заметно суживается вблизи заднего конца тела, а затем вновь расширяется, образуя семенные резервуары. На поперечных и продольных срезах ясно видно, что семенные резурвуары в 2—3 слоя окружены кольцевыми мышцами (рис. 10). У G. setiger A. Schneider, 1866 семенные резервуары имеют почти шаровидную форму (110×82 μ). Отходящие от них семяизвергательные каналы (семяпроводы?), с мощной кольцевой мускулатурой в несколько слоев (рис. 3 и 10), имеют в длину около 80 μ, в ширину — 54 μ. Узкий просвет их в диаметре составляет всего 5 μ. Затем следует непарная нижняя часть семяизвергательных каналов, или собственно семяизвергательный канал, величиной 49×30 μ, с широким просветом внутри и тонкими мускулистыми стенками. Этот последний впадает в пенис, состоящий, по-видимому, из 3 частей. Мускулистая часть пениса массивная, цилиндрической формы, усаженная на поверхности довольно крупными шипиками, хорошо заметными не только на срезах, но и на просветленных тотальных препаратах. Размеры ее около 140×43 μ. Концевая часть пениса состоит из 5 цилиндриков, вложенных один в другой. У основного, более широкого цилиндрика, по краям имеются зазубрины в форме коротких палочек. Размеры этой части пениса — в длину 55—60 μ и в ширину около 10 μ. Самый кончик пениса состоит из сильно преломляющего свет образования, рассмотреть форму которого с нужной четкостью мне не удалось. Очень возможно, что эта часть пениса, как и предыдущая, состоит из 5 члеников, которые могут втягиваться друг в друга. На одном из тотальных препаратов такая структура представляется вполне вероятной. На двух других тотальных препаратах стекловидная прозрачная концевая часть пениса представляется цельным образованием. В процессе изучения живых червей и временных препаратов мне неоднократно удавалось наблюдать на концевой части пениса шиповидные и щетинковидные образования. Однако с большой уверенностью говорить о форме этой части пениса не представляется возможным. Достоверно можно утверждать лишь то, что кончик пениса стекловидно прозрачный, около 30 μ длиной (в вытянутом положении) и около 12 μ шириной. На его поверхности наблюдались шипики и щетинки, столь прозрачные, что обнаружить их удалось с трудом и лишь на предварительно окрашенных препаратах.

Как видим, у отряда Gordiida копулятивный орган более массивный, чем у других волосатиков и более сложно устроенный, что подтверждает правильность выделения их в особый отряд.

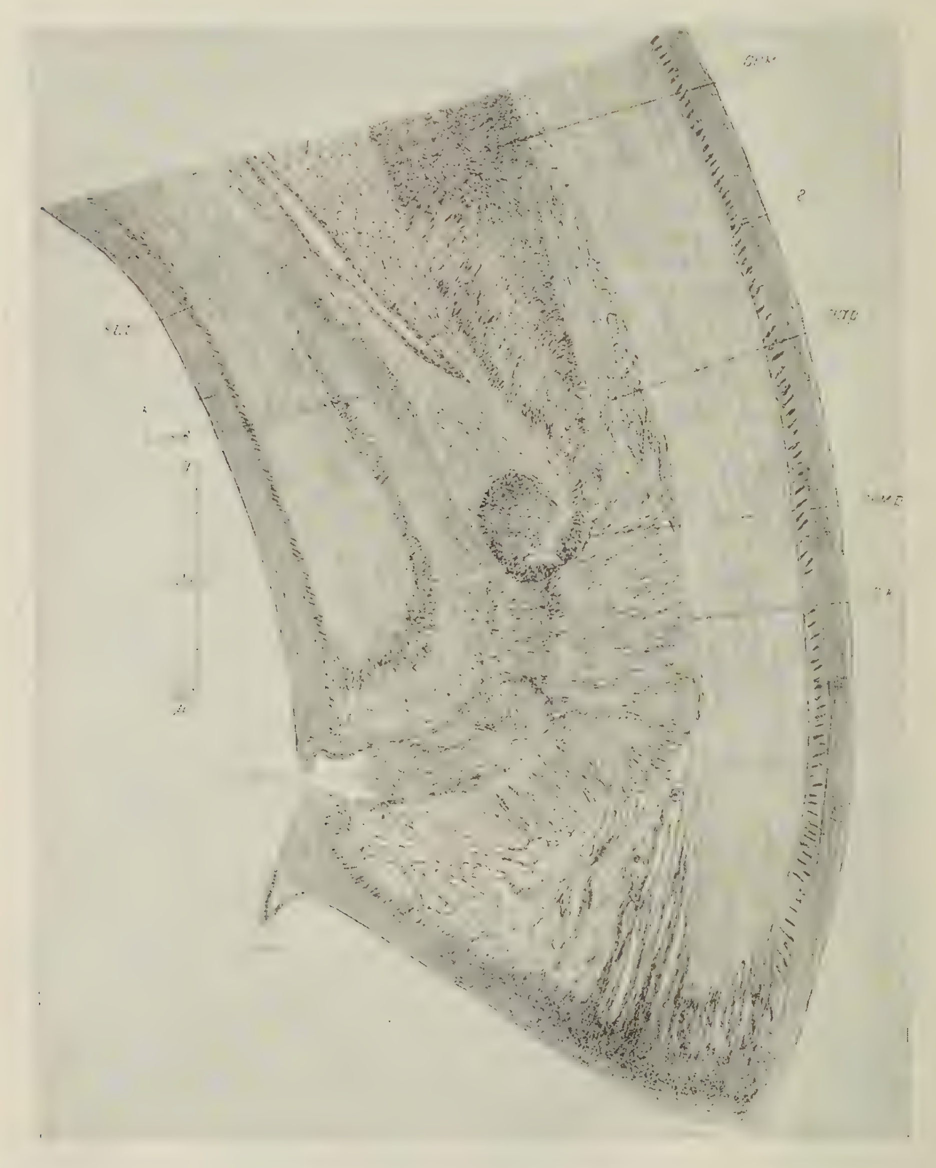


Рис. 10. Gordius setiger A. Schneider, 1866. Самец. Продольный разрез через задний конец тела (ориг.)

г — гиподерма, *з. ск. к* — заклоакальная складка кутикулы, *к* — кутикула, *киш* — кишечник, *м. ч. п* — мускулистая часть пениса, *н. ств* — нервный ствол, *пар* — паренхима, *сем* — семенник, *с. к* — семяизвергательный канал, *сем. р* — семенной резервуар

Подытоживая наше сообщение, следует сказать, что у волосатиков (Nematomorpha) самцы имеют сложно устроенный копулятивный орган (пенис), состоящий не менее, чем из двух частей. Мускулистая основная часть пениса — нечленистая и более массивная, чем концевая. На поверхности она иногда снабжена шипиками или бугорками (у Godiida и у части Parachordodida), иногда же лишена такого вооружения (Paragordiida и

Chordodida). Концевая часть пениса у некоторых видов имеет форму хитиноидного стилета с крючьями на конце (у Paragordiida), у других иное строение. Во втором случае она бывает яйцевидно-цилиндрической формы с рядами бугорков и волосков (у некоторых Parachordodida), либо в форме усеченного конуса (у некоторых Parachordodida), либо цилиндрической или почти цилиндрической (у Gordiida и у Chordodida). Кроме того, концевая часть пениса может быть расчленена на несколько частей, способных втягиваться друг в друга и растягиваться (у Gordiida, у части Parachordodida и, вероятно, у Chordodida). Наиболее сложное устройство пениса наблюдается у Gordiida.

Следует подчеркнуть, что изучение копулятивного аппарата волосатиков находится еще в начальном периоде, и потребуется достаточно большая работа для более полного описания этого органа у различных представителей Nematomorpha.

В заключение приношу глубокую благодарность художникам Г. В. Денисовой и В. П. Шмельковой за сделанные ими рисунки с препаратов. Г. В. Денисовой выполнены рис. 1, 3, 4, 5, 7 и 8, В. П. Шмельковой — 2, 6, 9 и 10.

ЛИТЕРАТУРА

Кирьянова Е. С., 1954. Волосатики (Nematomorpha), их биология и хозяйственное значение, Тр. проблемн. и тематич. совещ. ЗИН АН СССР, вып. IV.

Hyman L. H., 1951. The invertebrates: Acanthocephala, Aschelminthes, and Entoprocta. The pseudocoelomate Bilateria, vol. III, New York, Toronto, London, Ch. XIII (IX. Class Nematomorpha).

May H. G., 1919. Contributions to the life histories of Gordius robustus and Paragordius varius (Leidy), Illinois Biol. Monographs, vol. V, No. 2.

Rauther M., 1930. Fünfte Klasse des Cladus Nemathelminthes Nematomorpha-Saitenwürmer. In W. Kükenthal «Handbuch der Zoologie», Bd. 2, Lief. 8.

ON THE STRUCTURE OF THE COPULATIVE ORGANS OF MALES OF THE FRESHWATER HAIRWORMS (NEMATOMORPHA, GORDIOIDEA)

E. S. KIRYANOVA

Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR (Leningrad)

Summary

Copulative organs of the freshwater hairworms (Nematomorpha, Gordioidea) are described in the paper.

The author has studied both longitudinal and transversal sections through the posterior end of male, its clarified total preparations and those of the entire body of the above animals. The following species were taken under study: Chordodes anthophorus Kirjanova, 1950, Parachordodes pustulosus (Baird, 1853), P. speciosus (Janda, 1894), Gordionus frigidus Kiryanova, sp. n., Progordius maculosus Kiryanova, 1950, Gordius setiger A. Schneider, 1866 and G. albopunctatus G. W. Müller, 1927.

In all the above species complexly built copulative organs were found which the author suggested to name the penis. The latter consists of two parts: the internal, nonsegmented, more massive part with strong muscular walls, and the external terminal one differently built in species of hairworm of different orders of Nematomorpha. The muscular part of the penis in Chordodida has smooth surfaced walls, whereas the terminal one is armed with many bristles and spines. This part may probably consist of five segments, three terminal ones of which are presented in fig. 7, *4*. In the bottom of the

cloaka orifice and at a certain distance from it, very peculiar segmented setae (fig. 7, *3*) are arranged in Ch. anthophorus Kiryanova, 1950. In Paragordiida the penis consists of a shorter muscular part, 32.4 μ length, and of a long chitinoid terminal one in the form of a stylet armed at the end with two or three (?) hooks (figs. 6 and 7, *5*). The length of the terminal part of the penis is 54 μ, the width at the base — 6 μ, then for a considerable space it makes up 4 μ, whereas at the end, before the hooks, the terminal part of the penis is still narrower.

In Gordiida the muscular part of the penis bears on its surface many tubercles pointed at the apex. The length of this part attains about 140 μ, its width is of 43 μ. The terminal part of the penis, its length of 55—60 μ, its width about 10 μ, consists of five cylindres with notches at their ends, these cylindres inserted in each other. The terminal part of the penis bears on its very end the vitreous-transparent formation, the form of which the author failed to distinguish.

The muscular part of the penis in certain Parachordodida is armed with the tubercles of spinal form (fig. 9), whereas the terminal part is of the ovular, cylindrical form rounded at the end, with many tubercles and setae (fig. 7, *2*), or it may be divided into five formations of conical form which are inserted in each other and are able both to contract and to expand (fig. 5).

This paper is regarded by the author as the first contribution to the knowledge of the structure of the copulative organs (penis) in freshwater Nematomorpha.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1958, том XXXVII, вып. 3

ПАРАЗИТОФАУНА КЕФАЛИ КАСПИЙСКОГО МОРЯ

Т. К. МИКАИЛОВ

Институт зоологии Академии наук Азербайджанской ССР (Баку) и Зоологический институт Академии наук СССР (Ленинград)

В Каспийском море была акклиматизирована ценная промысловая рыба — кефаль, пересаженная из Черного моря. В течение 5 лет (1930—1934 гг.) Главрыбой и Главрыбводом проводилась переброска кефали из Черного в Каспийское море. Кефаль в Каспийском море хорошо акклиматизировалась, быстро размножилась и расселилась на большой площади в пределах южной и средней частей моря (Кичагов, 1936; Марти, 1940; Чугунова, 1944). Акклиматизированы два вида кефали — остронос и сингиль.

В процессе интродукции рыб большое значение имеет изучение паразитов, поскольку последние в отдельных случаях приводили к уничтожению ценных пород рыб. Многое зависит от того, на какой жизненной фазе происходит их перевозка. Так, маловероятен занос паразитов при перевозке икры, и наоборот, он вероятен при перевозке сеголеток или рыб старших возрастов. Если паразиты занесены вместе с хозяином в новый водоем, то их дальнейшее существование в нем зависит не только от особенностей хозяина, но и от условий внешней среды. Паразит в новом водоеме в некоторых случаях может продолжать свое существование, в других случаях условия жизни в новом водоеме действуют на него угнетающе, понижают жизнеспособность и даже приводят к его полному уничтожению. Внешняя среда особенно сильно действует на эктопаразитов с прямым развитием, находящихся под ее непосредственным воздействием.

Иначе обстоит дело с эндопаразитами, имеющими сложный цикл развития со сменой поколений и хозяев. Исчезновение таких паразитов в новом районе, несмотря на занос их вместе с хозяином, может быть следствием не каких-то физико-химических особенностей внешней среды, а просто результатом отсутствия соответственных промежуточных хозяев. К. Новикова (1936) указывает, что корюшка, акклиматизированная в озерах Ленинградской области, потеряла всех экто- и эндопаразитов, свойственных ей на ее родине.

При акклиматизации рыб наблюдается и новое явление — обмен паразитами между местными видами и иммигрантами. Такой обмен происходит в основном в тех водоемах, где имеются виды, родственные акклиматизированному. Так в 1924 г. в оз. Севан были акклиматизированы ладожский и чудской сиги путем пересадки икры. С икрой паразиты с родины сига в новый водоем не попали. Ю. А. Динник (1933) исследовал акклиматизированных сигов и выяснил, что в кишечнике этих рыб довольно часто, но в небольшом количестве, встречается Echinorhynchus sevani, являющийся обычным паразитом местной форели.

Бывают также случаи, когда паразиты от местных рыб переходят на акклиматизированных и в тех водоемах, где они не имеют родичей. В таком случае переход паразита связан с тем, что либо он очень широко распространен в данном водоеме, либо он менее специфичен по отношению к хозяевам. Примером могут служить данные той же работы К. Новиковой (1936) по корюшке, акклиматизированной в озерах Ленинградской области, на которой обнаружены только инфузории Trichodina. Автор полагает, что причиной полного отсутствия других паразитов являются особенности ихтиофауны прудов. Корюшка была подсажена в такие пруды, где основной мест-

ной рыбой является карп. Последний же относится к другому семейству рыб и по характеру паразитофауны не имеет ничего общего с невской корюшкой. Только инфузория Trichodia — широко распространенный паразит — могла перейти от карпа к корюшке.

Паразиты от акклиматизированной рыбы могут перейти на местную. Летом 1936 г. на Аральском море наблюдалась массовая гибель шипа. В результате исследования было выяснено, что эти рыбы были сильно заражены жаберным сосальщиком Nitzschia sturionis, которого раньше не было на Арале. Заражение шипа произошло через севрюгу, пересаженную сюда из Каспия.

Наконец, один из вариантов влияния акклиматизации на паразитофауну состоит в смешении паразитофаун. В таком случае паразиты заносятся со своей родины вместе с хозяевами в район акклиматизации, здесь одни виды погибают, другие приживаются, и, кроме того, акклиматизированный хозяин приобретает некоторые новые для него виды паразитов.

Задача настоящей работы состояла в выяснении видового состава паразитофауны кефали Каспийского моря, ее происхождения и, в случае занесения паразитов из Черного моря в Каспийское, — в изучении влияния на этих паразитов факторов новой внешней среды. В итоге мы стремились дать сравнительный анализ паразитофауны кефали Черного и Каспийского морей.

Материалом для данной работы послужили кефали (Mugil saliens Risso) Каспийского моря, добытые в мае 1955 г. в районе о. Сара — 9 экз., в сентябре на промысле Яламы — 3 экз., в ноябре того же года в районе Северо-Восточного Банка (Культук) — 7 экз. и, наконец, в июне 1956 г. в районе о. Сара — 15 экз. Всего нами исследованы путем полных паразитологических вскрытий 34 экз. остроноса. Кроме того, жабры 22 экз. остроноса были фиксированы и исследованы уже в лаборатории.

В результате исследования обнаружено восемь видов паразитов; распределение их по систематическим группам приводим ниже.

I. ПРОСТЕЙШИЕ

1. Eimeria sp.

Паразит был встречен на жабрах двух остроносов в районе о. Сара в июне 1956 г.

II. ДИГЕНЕТИЧЕСКИЕ СОСАЛЬЩИКИ

2. Haploporus longicolum Vlassenko, 1931

Этот вид, впервые описанный из кишечника кефали Черного моря, был обнаружен нами в мае 1955 г. в районе о. Сара, где 2 экз. кефали оказались зараженными, один — двумя, а второй — пятью особями Haploporus. В ноябре того же года в районе Северо-Восточного Банка оказалась зараженной одна кефаль, число паразитов у нее равнялось трем. В июне 1956 г. в районе о. Сара паразит был встречен в трех кефалях, число особей у отдельного хозяина не превышало трех.

3. Saccocoelium obesum Looss, 1902

(син. Saccocoelium tensum Looss, 1902)

Этот вид известен из рыб Атлантического океана, Средиземного и Черного морей. Нами паразит был обнаружен в мае 1955 г. в районе о. Сара. Три кефали оказались зараженными; число паразитов равнялось — 2, 5 и 26 экз. В сентябре того же года на Ялме одна из трех исследованных кефалей была заражена 1 экз. Saccocoelium. В ноябре 1955 г. в устье р. Куры 2 экз. из семи исследованных оказались зараженными; в одном было обнаружено два, а в другом — пять паразитов. В ию-

не 1956 г. в районе о. Сара было найдено пять зараженных кефалей; число паразитов колебалось от двух до восьми.

4. Haplosplanchnus pachysoma (Eysenhardt, 1829) Looss, 1902

Паразит встречается у европейского побережья Атлантического океана, в Северном, Средиземном, Черном и Японском морях. Единственный экземпляр этого вида был обнаружен в мае 1955 г. в районе о. Сара в кишечнике остроноса.

5. Ascocotyle calceostoma (Looss)

Личинки этого вида были встречены в районе о. Сара в 1955 г. у одной кефали и в 1956 г. — у двух кефалей. Эти личинки локализовались в печени и в стенках кишечника. Число паразитов в одной особи хозяина не превышало 30.

III. КРУГЛЫЕ ЧЕРВИ

6. Nematoda, gen. sp.

В мае 1955 г. в печени трех кефалей были обнаружены дегенерировавшие личинки каких-то нематод. Длина этих нематод достигала приблизительно 1 *мм*. Интенсивность заражения была высокая — примерно 100 паразитов в каждой зараженной особи хозяина.

IV. МОЛЛЮСКИ

7. Глохидии

Обнаружены в июне 1956 г. в районе о. Сара на жабрах трех кефалей.

V. РАКООБРАЗНЫЕ

8. Ergasilus sp.

В июне 1956 г. на жабрах одной кефали был обнаружен один мелкий рачок, но из-за плохой сохранности материала определить его вид было невозможно.

При сравнении паразитофауны кефали Черного моря с паразитофауной Каспийского моря заметно, что в Каспии она намного беднее.

В Черном море для остроноса до сих пор известны следующие виды паразитов: 1) Myxobolus exiguus, 2) M. mülleri, 3) Ancyrocephalus vanbenedeni, 4) Microcotyle mugilis, 5) Saccocoelium obesum, 6) Haploporus longicolum, 7) Haplosplanchnus pachysoma, 8) Lechithaster galeatus, 9) Scolex pleuronectis, 10) Neoechionorhynchus agilis, 11) Contracoecum sp., 12) Ergasilus nanus.

Из приведенных данных видно, что кефали в Каспийском море утратили многие виды свойственных им паразитов и приобрели четыре новых для этих рыб вида.

В Каспии кефали потеряли многих черноморских эктопаразитов. Вполне возможно, что последние не были занесены из Черного моря в Каспийское, так как из работы А. В. Решетниковой (1955) видно, что кефали в условиях Черного моря заражаются данными паразитами в 2—3-годичном возрасте, а в Каспий пересаживались сеголетки и годовики. Однако не исключено, что все же были случаи заноса эктопаразитов в Каспийское море. Но поскольку их существование зависит не только от

хозяина, но и от факторов внешней среды, вполне вероятно, что новая внешняя среда оказалась для них неблагоприятной и паразиты не прижились.

Исключение составляет обнаруженный нами в Каспии Ergasilus sp., который в дальнейшем может оказаться Ergasilus nanus, паразитирующим у кефали в Черном море; но это весьма сомнительно и требует дальнейшего выяснения.

Кефали в Каспийском море потеряли также некоторых эндопаразитов. Отсутствие этих паразитов на каспийских кефалях, нам кажется, связано с тем, что либо они не были занесены с хозяином из Черного моря, либо в Каспийском море отсутствуют подходящие промежуточные хозяева для данных видов. Второй вариант более вероятен, так как работа А. В. Решетниковой (1955) показывает, что годовики кефали уже заражены многими эндопаразитами со сложным циклом развития — Saccocoelium obesum, Lechithaster galeatus, Haploporus longicolum, Haplosplanchnus pachysoma и др.

Вполне возможно, что эти виды паразитов были занесены в Каспийское море, но отсутствие здесь подходящих промежуточных хозяев привело к их полному уничтожению.

Что касается трех дигенетических сосальщиков — Saccocoelium obesum, Haploporus longicolum и Haplosplanchnus pachysoma, которые обнаружены нами в кишечнике кефалей, то, несомненно, они занесены годовиками этих рыб во время акклиматизации. Дигенетические сосальщики нашли себе здесь подходящих промежуточных хозяев для дальнейшего существования. Работа А. В. Решетниковой (1955) показывает, что почти 40% годовиков кефали Черного моря заражены этими тремя видами сосальщиков. Далее она указывает, что мальки кефали заражены только «мальковыми» паразитами — молодыми формами трематод семейства Hemiuridae, личинками цестод Scolex pleuronectis и личинками нематод Contracoecum, а уже в 2—11-месячном возрасте постепенно освобождаются от указанных паразитов и заражаются дигенетическими сосальщиками Haplosplanchnus pachysoma, Saccocoelium obesum, Haploporus longicolum, Lechithaster galeatus, специфичными для взрослой кефали Черного моря. В Черном море степень заражения тремя первыми видами с возрастом хозяина уменьшается, а последним видом — Lechithaster galeatus, наоборот, увеличивается. Кефали заражаются этим видом в основном в 2—3-годичном возрасте. Поэтому отсутствие этого паразита, повидимому, связано с тем, что он не был занесен в Каспийское море. Три первые вида были занесены годовиками кефали и в дальнейшем нашли подходящие условия в Каспийском море.

Для развития данных видов в Каспии требовались моллюски. Остается неясным, какие именно виды моллюсков могут служить промежуточными хозяевами для этих сосальщиков. Мы полагаем, что роль промежуточных хозяев выполняют те моллюски, которые встречаются и в Черном и в Каспийском морях.

По работам О. А. Гримма (1876—1877), С. А. Зернова (1913), К. О. Милашевича (1916), В. Дыбовского (1933), В. А. Линдгольма (1937), А. Н. Державина (1951) и В. И. Жадина (1952) известны следующие моллюски, общие для Черного и Каспийского морей: 1) Caspia gmelini, 2) Clessinioa variabilis, 3) Theodoxus pallasi, 4) Mytilaster lineatus, 5) Cardium edule, 6) Adacna colorata, 7) Dreissena polymorpha, 8) Corbicula fluminalis, 9) Hydrobia ventrosa.

Из них многие, а именно Adacna colorata, Dreissena polymorpha, Hydrobia ventrosa в Черном море малочисленны и распространены главным образом в устьях больших рек; в морском районе, где происходит развитие паразита, они встречаются редко. Поэтому вряд ли они могут там исполнять роль промежуточных хозяев. Указанные виды моллюсков, а также остальные виды — Caspia gmelini, Clessinioa variabilis, Theodoxus

pallasi, Cardium edule, Corbicula fluminalis в Каспии очень малочисленны, встречаются не повсеместно и поэтому тоже не могут служить промежуточными хозяевами. Таким образом, остается один вид, а именно — Mytilaster lineatus, который в 1918 г. перенесен из Черного моря в Каспийское. Этот вид очень широко распространен в Черном море, особенно в морском районе, а также в южной и средней частях Каспийского моря.

Можно предположить, что именно M. lineatus является промежуточным хозяином для данных видов паразитов. Необходимо дальнейшее изучение этого вопроса, представляющего большой научный интерес.

Что касается паразитов, приобретенных в Каспийском море, то кефали служат для одного вида (Eimeria sp.) окончательным, а для трех видов (Nematoda, gen. sp., Ascocotyle calceostoma и глохидии) — промежуточным хозяином. Из них Ascocotyle calceostoma очень широко распространен в южном Каспии там, где широко распространены и кефали. Известно, что кефали родственных связей с другими каспийскими рыбами не имеют, и поэтому возникает вопрос, как этот паразит перешел к ним. Мы полагаем, что для перехода его к кефали имеются следующие причины: во-первых, церкарии Ascocotyle активно проникают в кожу или на жабры рыбы, а, во-вторых, данный паразит в своем развитии менее специфичен в выборе вторых промежуточных хозяев. Это подтверждается тем, что личинки паразита в Каспии поселяются в полости тела около 20 видов рыб, относящихся к пяти разным семействам, которые филогенетически отдалены друг от друга (Догель и Быховский, 1939).

Остается совершенно неясным отсутствие паразитов кефали в районе Махачкалы. Ю. С. Саидов исследовал здесь в 1953 г. 20 экз. сингиля и 15 экз. остроносов и, кроме личинок нематоды Contracoecum spiculigerum, ничего не обнаружил (Саидов, 1956). Вполне возможно, что личинки нематод, обнаруженные нами в печени кефали в районе о. Сара, тождественны с C. spiculigerum. Что же касается отсутствия других видов паразитов, приобретенных в условиях Каспия, то один из них — Ascocotyle calceostoma отмечается только в южной части Каспия и поэтому в районе Махачкалы может и не встретиться.

Очень интересно отсутствие в районе Махачкалы дигенетических сосальщиков Haploporus longicolum, Haplosplanchnus pachysoma, Saccocoelium obesum, занесенных из Черного моря и встречающихся в южной части Каспийского моря. Из них один вид, а именно — Saccocoelium obesum, нами был обнаружен в районе Яламы, которая находится в одной зоне с Махачкалой. Вполне возможно, что этот очень мелкий вид Ю. С. Саидовым не был обнаружен, а в дальнейшем еще будет найден в районе Махачкалы.

На основании данных Ю. С. Саидова, А. В. Решетникова (1955) пишет: «У кефалей Каспийского моря Саидовым найдены только личинки нематоды Contracoecum spiculigerum, которые у взрослых кефалей Черного моря не встречались ни разу. Таким образом, акклиматизированные в Каспии черноморские кефали утратили паразитических червей, которые паразитируют у них в условиях Черного моря».

Отсутствие этих паразитов в Каспии А. В. Решетникова объясняет главным образом тем, что для пересадки были использованы только сеголетки кефали. Нам кажется, что такое объяснение неправильно, во-первых, потому, что для пересадки были использованы не только сеголетки, но и годовики в количестве в два раза большем, чем сеголетки, во-вторых, из работы той же А. В. Решетниковой известно, что сеголетки, главным образом 7—8-месячного возраста, уже заражаются многими «кефалевыми» паразитами.

Таким образом, кефали занесли в Каспийское море три новых вида паразитов. В то же время они приобрели четыре вида паразитов от местной фауны Каспия.

ЛИТЕРАТУРА

Буцкая Н. А., 1952. Паразитофауна черноморских промысловых рыб предустьевого пространства Дуная, Тр. Ленингр. об-ва естествоиспыт., т. XXI, вып. 4.
Власенко П. В., 1931. К фауне паразитических червей рыб Черного моря, Тр. Карадагск. биол. ст., вып. 4, Симферополь.
Гримм О. А., 1876—1877. Каспийское море и его фауна, т. 1-2, Тр. Арало-Каспийск. экспед., вып. 2.
Державин А. Н., 1951. Моллюски Каспийского моря (животный мир Азербайджана).
Динник Ю. А., 1933. Паразитические черви рыб озера Севан, Тр. Севанск. озерн. ст., т. IV, вып. 1-2.
Догель В. А. и Быховский Б. Е., 1939. Паразиты рыб Каспийского моря, вып. VII, Изд-во АН СССР, М.—Л.
Дыбовский В., 1933. Гастроподы Каспийского моря, Тр. АзНИИ, XVI, 8.
Жадин В. И., 1952. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР.
Зернов С. А., 1913. К вопросу об изучении жизни Черного моря, Зап. импер Акад. наук, 8 сер. по физ.-мат. отд., т. 32, № 1, СПб.
Кичагов А., 1936. Черноморская кефаль в Каспии, Рыбн. хоз-во СССР, № 2.
Линдгольм В. А., 1937. Мягкотелые или моллюски — Mollusca. Животный мир СССР, т. 1, М.—Л.
Лутта А. С., 1937. Влияние акклиматизации рыб на их паразитофауну, Природа, № 5.
Маркевич А. П., 1951. Паразитофауна пресноводных рыб Украинской ССР.
Марти В., 1940. О видовом составе кефали Каспийского моря, Рыбн. хоз-во СССР, № 1.
Милашевич К. О., 1916. Моллюски русских морей, т. 1. (Моллюски Черного и Азовского морей).
Новикова К., 1936. Паразитофауна снетка и корюшки в естественных и культурных условиях, Уч. зап. ЛГУ, вып. 3, № 7.
Османов С. У., 1940. Материалы к паразитофауне рыб Черного моря, Уч. зап. Ленингр. пед. ин-та, т. XXX.
Погорельцева Т. П., 1952. Новые трематоды для рыб Черного моря, Тр. Карадагск. биол. ст., вып. 12.
Решетникова А. В., 1955. Паразитофауна кефали Черного моря, Крымск. филиал АН УССР, вып. 13.
Саидов Ю. С., 1956. Изменение гельминтофауны кефали в связи с акклиматизацией в Каспийском море, Тр. Ин-та животноводства Дагестанск. филиала АН СССР, т. III.
Чугунова Н., 1944. Каспийская кефаль, Рыбн. пром. СССР, 1-2.

PARASITOFAUNA OF MUGIL SALIENS RISSO OF THE CASPIAN SEA

T. K. MIKAILOV

Institute of Zoology of the Azerbaidjan SSR (Baku), and Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR (Leningrad)

Summary

In the region of the isle Sara in 1955 and in summer 1956, 34 exemplars of grey mullet were studied. These individuals were introduced into the above region in 1931—1934. 8 species of parasites were found in grey mullet: Eimeria sp., Saccocoelium obesum, Haploporus longicolum, Haplosplanchnus pachysoma, Ascocotyle calceostoma, Nematoda gen. sp., Ergasilus sp., Glochidiae.

The first three genera of Trematods were brought in with their hosts. Under the conditions of the Caspian Sea these parasites, Saccocoelium obesum in particular, have adapted to and occur in grey mullet in the southern part of the sea.

Under new conditions grey mullet acquired 4 species of parasites. For one of these species (Eimeria sp.) grey mullet is the terminate host, whereas for three others, Ascocotyle calceostoma, Nematoda gen. sp., and Glochidiae, it is an intermediate host.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1958, том XXXVII, вып. 3

О СТРУКТУРЕ, ДИНАМИКЕ И ТИПОЛОГИИ ОЧАГОВ РАЗМНОЖЕНИЯ КОРОЕДОВ

Г. А. ЗИНОВЬЕВ

Зоологический институт Академии наук СССР (Ленинград)

Несмотря на огромное число работ, посвященных изучению короедов, классификация очагов их размножения разработана еще совершенно недостаточно (Старк, 1925а; Куренцов, 1941, 1950; Руководящие указания по лесозащите, 1956). Еще меньше чисто фактических данных о структуре и динамике очагов (Ильинский, 1931; E. Schimitschek, 1952—1953; Прозоров, 1929; Старк, 1925; Криволуцкая, 1956); специально же этими вопросами, насколько нам известно, никто не занимался.

Предлагаемая работа проведена, в основном, в Пермской области на территории учлесхоза «Предуралье» (Пермского государственного университета) в окрестностях г. Кунгура и в Губахинском лесничестве Кизеловского лесхоза. Кроме того, обследованы насаждения ряда лесхозов Ленинградской области, что дало весьма сходную картину.

Характеристика обследованных насаждений, материал и методика работы

Описание насаждений Губахинского лесничества дано ранее (Зиновьев, 1956), и здесь мы остановимся на них лишь кратко. Работа проведена в 1952—1956 гг. в елово-пихтовых спелых и перестойных насаждениях, как правило, относящихся к типу леса ельник травяной (Милованович, 1928). В 1952 г. обследованием были охвачены все расстроенные насаждения в окрестностях г. Губахи и было показано, что гибель их (полная в ближайших окрестностях города) происходит вследствие совокупного влияния дыма (сернистого газа в первую очередь) Кизеловской ГРЭС и Губахинского коксохимического завода и насекомых. При этом отмечалось, что первичным фактором, вызывающим значительное ослабление деревьев, является газ; массовое размножение насекомых в незагазированных насаждениях отсутствует (Зиновьев, 1956).

В 1953—1956 гг. были проведены наблюдения за размножением насекомых и динамикой усыхания древостоя как в значительно расстроенных насаждениях квартала 8, усохших уже в 1952 г. на 26,4% (по массе), так и в слабо затронутых газом насаждениях квартала 29 и квартала 73 (табл.1 [1]). В квартале 8 и 29 были заложены три пробные площади (по 0,2 *га*), на которых все деревья были пронумерованы: ежегодно проводился учет с отметкой состояния каждого дерева по категориям: 1) здоровые, 2) ослабленные (крона сдавленная, редкая, хвоя зеленая или желтоватая, отчасти осыпается или не осыпается), 3) усыхающие (хвоя желтоватая или зеленая, осыпается, луб, хотя бы на части ствола, на вид здоровый), 4) усохшие в год обследования (хвои нет или очень мало, луб «сочный темный» или «пятнистый», т. е. небольшие участки условно здорового луба чередуются с участками уже отмершего), 5) усохшие в предыдущем году (луб «сочный темный» или сухой, заболонь в большинстве случаев темная) и 6) сухостой. Все категории, особенно последние (сухостой и деревья, усохшие в предыдущем году), проверены при ежегодных осмотрах одних и тех же деревьев.

---

[1] Расхождения данных табл. 1 с данными ранее опубликованной статьи (Зиновьев, 1956) объясняются досадной ошибкой в некритически использованных материалах лесоустройства лесхоза.

Таблица 1

Характеристика обследованных насаждений

№ квартала	Выдел	Площадь выдела в *га*	Тип леса	Возраст	Бонитет	Состав	Полнота / Запас на 1 *га*	Подрост	Подлесок	Местоположение
Губахинское лесничество										
8	6	3,0	Ельник травяной	VIII 150	III	6 Е 4 П + БЛ*	0,6 / 250	Ель, пихта, частью усыхает	Рябина, липа, черемуха	Широкий лог, ровное
29	6	72,0	„ „	VIII 150	III	5 Е 3 П 2 Б	0,5 / 200	Ель, пихта, удовлетворительный	Рябина, липа, редкий	Уклон на Ю.-Ю.-В.
73	д	231,0	„ „	VIII 150	III	7 Е 3 П + Б	0,4 / 140	Ель и пихта, нормальный	Береза, рябина, липа	Пологий склон на С.-В.
Учлесхоз										
37	6	16,0	Ельник-зеленомошник	IV 70	II	6 Е 2 П 2 С + Б**	0,6 / 200	Ель и пихта, средней густоты, хороший	Можжевельник, средней густоты	Край коренного берега
44	3	6,6	„ „	IV 70	II	6 Е 2 П 2 С + Б	0,6 / 190	Ель и пихта, средней густоты, хороший	Можжевельник, редкий	Ровное
45	4	10,0	„ „	IV 70	II	7 Е 1 П 2 С + Б	0,6 / 190	Ель и пихта, средней густоты, хороший	Можжевельник, рябина, редкий	Край коренного берега

* Усыхает с 1952 г.
** Изрежено выборочными рубками разных лет.

Данные обследований показали более быстрый темп усыхания насаждений квартала 8 (проба 1), погибших к 1956 г. почти нацело, медленное и в целом равномерное усыхание части квартала 29, ближе расположенного к источнику задымления, причем в квартале 29 (пробы 2, 3) отмирают отдельные деревья, особенно пихты, тогда как в квартале 8 усыхает сплошь и ель и пихта. На пробе 3 (в 4 *км* от Губахи, квартал 29) и в квартале 73 отпад почти не превышает нормы для насаждений этого возраста.

Леса учлесхоза «Предуралье» гораздо разнообразнее (Пономарев, 1950; Селиванов, 1951), но наши наблюдения относятся лишь к елово-пихтовым насаждениям (ельник-зеленомошник, табл. 1) в кварталах 37, 44, 45, отчасти — 38 и аналогичным насаждениям в некоторых других кварталах. Насаждения часто изрежены выборочными рубками, поэтому полнота и состав их неравномерны, нередки окна и редины, много сухостоя и валежа (иногда до 10—15 $м^3$ на *га*; квартал 45). Повсеместно наблюдается отмирание отдельных деревьев как угнетенного, так и господствующего яруса, однако отпад, как правило, невелик — не превышает 5—8% запаса по массе (включая давно отмершие и покинутые короедами деревья). Именно такие насаждения иллюстрирует проба 3 в квартале 44. В кварталах 37 (проба 1) и 45 (проба 2) в 1954 г. отмечено отмирание отдельных групп елей, принявшее в 1955 г. куртинный характер. Усохшие деревья были вырублены зимой 1955/56 и 1956/57 гг., в результате чего образовались окна в 0,1—0,15 *га*. Состояние окружающих насаждений удовлетворительное, отпад в целом невелик, хотя и несколько выше в квартале 37, чем в квартале 44 (на пробе 3).

Как в Губахинском лесничестве, так и в учлесхозе весьма распространены грибные заболевания ели и пихты — корневая губка (Fomes annosus Fr.), еловая губка (Trametes abietis Hartst.), отчасти трутовик Гартига (Fomes hartigii Allesch.), а также — опенок (Armillaria mellea Quell.) и рак пихты, причем первые два вида преобладают на старых деревьях от 24 *см* диаметром и выше, а опенок и рак поражают и старые деревья и тонкомер. Определение заболеваний проводилось по плодовым телам, а процент зараженности — по звуку, получаемому при ударе, и наличию грибницы или плодовых тел.

Во время учета на пробных площадях все заселенные скрытно-стволовыми вредителями деревья заносились на отдельные карточки, причем отмечались габитуальные признаки дерева (состояние хвои, кроны, ствола, коры, луба и корневых лап) и учитывалось все население ствола на уровне («высоте») груди, т. е. около 1,3 *м* от комля, у корневой шейки и на корневых лапах, а при рубке моделей — население остальной части ствола, вершины и сучьев. При этом в карточках отмечались фазы развития и обилие каждого вида насекомого по баллам (1 — единично, 2 — редко, 3 — много, 4 — очень много), для которых были приняты несколько отличные для разных групп насекомых численные придержки. Обилие определялось глазомерно. На одном и том же дереве учеты повторялись ежегодно (осенью или весной и осенью) и несколько раз в сезон. Такие же учеты проводились и на отдельных усыхающих или усохших деревьях вне пробных площадей; на последних отмечалось также население сухостоя путем изучения мертвых остатков и ходов.

Учет населения сопровождался сбором насекомых и их выведением как из личинок, находящихся в обрубках или кусках коры (в матерчатых мешках), так и из отдельных личинок или куколок в пробирках, стеклянных бюксах и чашках Коха.

Всего под наблюдением в учлесхозе и Губахинском лесничестве находилось 440 деревьев, в том числе на 54 елях был проведен одно- или двукратный количественный учет. Однако разнообразие характера заселения ели не позволяет вывести какие-то общие средние цифры по моделям, которые используются поэтому наравне с другими учетами при глазомерных оценках.

Определение двукрылых проведено А. А. Штакельбергом, жуков семейства Staphylinidae — Я. Д. Киршенблатом, паразитических перепончатокрылых — М. Н. Никольской (хальциды), Г. А. Викторовым (Ichneumonidae), В. И. Тобиасом (Braconidae), В. А. Тряпицыным (Proctotrupoidea и некоторые хальциды). Всем указанным лицам автор выражает свою искреннюю признательность.

Зараженность насаждений вредителями, видовой состав их и типы заселения деревьев

Выше отмечено, что в Губахинском лесничестве во всех насаждениях, кроме части квартала 29 (проба 2), усыхает в первую очередь ель; пораженность пихты насекомыми-вредителями гораздо слабее, причем далеко не все усохшие в год обследования деревья заселяются насекомыми в ту же осень (Зиновьев, 1956). Видовой состав вредителей пихты небогат, в основном это — черные усачи (Monochamus sutor L.), а из короедов — Xylechinus pilosus Ratz. Поэтому ниже рассматривается в основном население ели.

Ель заселяется весьма интенсивно, так что можно обнаружить лишь

отдельные усохшие деревья с лубом, использованным менее, чем на 0,5 поверхности ствола (почти исключительно в Губахинском лесничестве). Это всегда деревья угнетенного яруса, обычно менее 8 *см* диаметром; поэтому суммарный процент зараженности ели вредителями практически совпадает с процентом отпада за год. Характер заселения ели многообразен. Основными по массовости являются: из короедов — Ips ty-

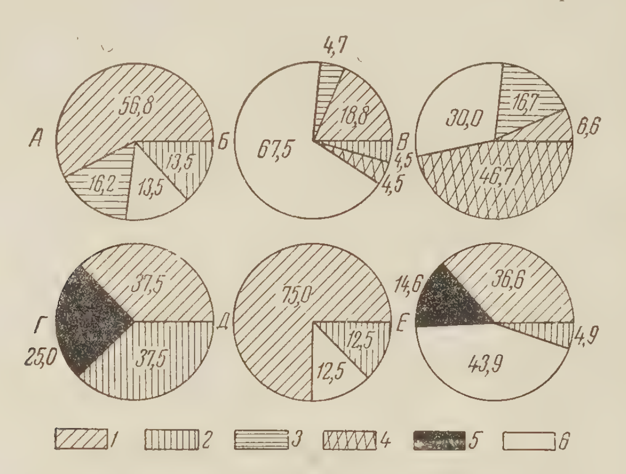


Рис. 1. Встречаемость типов заселения ели в насаждениях различного состояния

Верхний ряд — в учлесхозе «Предуралье»: *А* — в здоровых насаждениях, *Б* — в усыхающих участках (пробы 1, 2) в первый год вспышки размножения, *В* — в тех же участках на следующий (1955) год; нижний ряд — в Губахинском лесничестве: *Г* — в здоровых насаждениях, *Д* — в начавшем усыхать участке (проба 1, 1952 г.), *Е* — там же в период сплошного усыхания (1953—1955 гг.). Цифры обозначают процент встречаемости данного типа заселения в соответствующих участках. *1* — Polygraphus subopacus, *2* — подростовый тип, *3* — Polygraphus poligraphus, *4* — Hylurgops palliatus, *5* — тип Tetropium, *6* — Ips typographus

pographus L., Polygraphus subopacus Thoms. (в учлесхозе, кроме того, — P. poligraphus L.), а также P. punctifrons Thoms., Pityogenes chalcographus L., Hylurgops palliatus Gyll., из усачей еловые Tetropium castaneum L., T. fuscum F., черные Monochamus sutor L., M. urussovi Fisch., а также смолевка (Pissodes harcyniae Hbst.).

Очень характерно, что во многих случаях одно и то же дерево заселено всеми этими видами или многими из них, не говоря уже об огромной массе спутников — до 30 и более на одном дереве. Однако относительное участие отдельных видов насекомых в заселении деревьев различного состояния и в разных насаждениях сильно варьирует, хотя и представляется возможным выделить небольшое число типичных случаев или типов заселения деревьев, характеризующихся определенными группировками насекомых. Попытки выделить «ассоциации короедов» (Пятницкий, 1930; U. Saalas, 1017, 1951) или группировки подкоровых обитателей в целом (Ильинский, 1931; Буковский, 1940) делались и ранее, однако они не были подкреплены достаточным материалом или были чрезмерно умозрительны: так, число «группировок» жуков ели у Сааляса (U. Saalas, 1917) доходило до 150, а Г. К. Пятницкий (1930) объявлял «ассоциацией» любую пару видов короедов, живущих бок о бок на дереве.

Нами для деревьев, усыхающих на корню, выделяется шесть типов заселения ели (типы Ips typographus; Polygraphus subopacus; подростовый — Pityogenes chalcographus + Polygraphus punctifrons; Tetropium;

Polygraphus poligraphus; Hylurgops palliatus) и два типа заселения пихты (типы Monochamus и Xylechinus pilosus). Тип заселения определяется по преобладанию вида в группировке на стволе, начиная от высоты груди и выше. Ели, заселенные по типу Ips typographus, в учлесхозе редки, а в Губахинском лесничестве совсем отсутствуют в здоровых насаждениях, зато преобладают в участках с массовым усыханием (рис. 1). Напротив, основная масса елей, заселенных по типу Polygraphus subopacus и особенно — по подростовому типу, обнаружена в менее расстроенных насаждениях или в первый год вспышки усыхания. Интересно, что в 1955 г. в учлесхозе на пробе 1 преобладал уже не тип Ips typographus, а тип Hylurgops palliatus, заметно увеличилась и встречаемость типа Polygraphus poligraphus (рис. 1, *Б, В*). На причинах смены типов заселения в очагах мы остановимся ниже.

Состав биоценотических группировок (типов заселения) и сукцессия их

Рассмотреть сколько-нибудь подробно видовой состав всех типов заселения ели в краткой журнальной статье невозможно, и мы ограничимся сжатым описанием только двух основных типов заселения — Ips typographus и Polygraphus subopacus. В табл. 2 приведены основные группировки (на стволе на высоте около 1,5 *м* от земли) на деревьях с этими типами заселения в учлесхозе и в Губахинском лесничестве, обнаруженные осенью в первый год заселения деревьев, причем выделены виды доминантные, с встречаемостью свыше 50%, и сопутствующие, с встречаемостью выше 10%. Резкие отличия в составе группировок на деревьях разного типа заселения и на деревьях одного типа в Губахинском лесничестве и в учлесхозе достаточно ясны без дополнительного обсуждения. На следующий год население всех деревьев сильно изменилось (табл. 3), причем это изменение было меньше всего выражено у елей, заселенных полиграфом, в Губахинском лесничестве и больше всего на елях, заселенных типографом, в учлесхозе. Ели, заселенные по типу Polygraphus subopacus, характеризуются вообще растянутым ходом сукцессии населения. Так, в Губахинском лесничестве свыше 30% деревьев этого типа были заселены смолевкой еще в год, предшествовавший году отмирания дерева, а встречаемость P. subopacus Thoms. достигла 100% лишь на следующий год после отмирания, и в целом состав населения к этому времени изменялся слабо. Такие деревья были заселены еще и на 3-й год (47% всех анализированных деревьев), но другими видами, в основном потребителями мертвой древесины.

Для елей, заселенных по типу Ips typographus, характерен быстрый ход сукцессии, пионерные группировки редки, уже на 2-й год заселения 12% деревьев покинуто насекомыми, состав населения совершенно иной, чем в год заселения. Доминантами в Губахинском лесничестве являлись потребители разлагающегося луба и детрита из ходов короедов и усачей — личинки Lycoriidae и Pachygaster minutissima Ztt. (Diptera, Stratiomyidae), а также Crypturgus cinereus Hbst. Встречаемость личинок Erinna cincta Deg., отсутствовавших в 1-й год заселения, достигает 50%, большинство видов, массовых в год заселения, исчезает. Сходная картина наблюдалась и в учлесхозе (табл. 3), лишь темп сукцессии был здесь более быстрым, и гигрофильные формы, особенно личинки двукрылых имели меньшее значение. Эта разница в биоценотическом значении отдельных видов может быть отчасти и географической (Губахинское лесничество расположено в средней тайге, а Кунгур — на границе южной тайги с островной Кунгурской лесостепью), основное же значение имеют климатический фактор и лесотипологические особенности. Так в г. Губахе выпадает на 39% больше осадков (634 *мм* за год, по Климатологическому справочнику, 1946), чем в Кунгуре, а среднегодовые температуры гораздо ниже (+0,1° против 1,4° в Кунгуре).

Таблица 2

Состав основных биоценотических группировок в год заселения

Название	Биологические группы*	Встречаемость в %
Тип Ips typographus, Губаха		
Доминанты:		
Ips typographus L.	д	100
Мелкие Staphylinidae (Placusa depressa Märkl., Phleonomus sjobergi Sahlb., Phleopora testacea Mannh.)	ф. х	79
Crypturgus cinereus Hbst.	д	72
Acanthocinus aedilis L.	д	59
Medetera (?fasciata Frey)	х	59
Сопутствующие:		
Monochamus sutor L., M. urussovi Fisch.	д	48
Polygraphus subopacus Thoms.	д	48
Pissodes harcyniae Hbst.	д	48
Coeloides bostrychorum Gir.	п	38
Pachygaster minutissima Ztt.	м	38
Lycoriidae	м	34
Scoloposcelis pulchella Ztt.	х	34
Cecidomiidae	м	28
Nudobius lentus Grav.	х	28
Хальциды-паразиты I. typographus L. и P. subopacus Thoms. (Pachyceras xylophagorum Ratz., редко Rhopalicus tutella Walk., Eurytoma morio Boh.)	п	24
Thanasimus rufipes Brahm.	х	24
Tetropium fuscum F., T. castaneum L.	д	24
Мелкие Histeridae (Paromalus parallelopipedus Hbst., Plegaderus vulneratus Panz.)	ф. х	21
Tomicobia seitneri Rusch.	п	21
Trypodendron lineatum Ol.	д	14
Hypophloeus fraxini Kug., H. suturalis Payk.	х	14
Glischrochilus quadripunctatus L.	х	14
Polygraphus poligraphus L.	д	11
Lonchaea scutellaris Rd.	х	11
Прочие, единично встречающиеся 10 видов		
Тип Ips typographus, учлесхоз		
Доминанты:		
Ips typographus L.	д	100
Medetera signaticornis Lw.	х	95
Crypturgus cinereus Hbst.	д	90
Мелкие Staphylinidae (Placusa depressa Märkl., Phleonomus sjobergi Sahlb., Phleopora testacea Mannh. Phleostiba lapponica Ztt. и др.)	ф. х	76
Хальциды-паразиты I. typographus L. (Pachyceras xylophagorum Ratz., Rhopalicus tutella Walk., единично Eurytoma morio Boh.)	п	71
Polygraphus poligraphus L.	д	54
Сопутствующие:		
Coeloides bostrychorum Gir.	п	44
Мелкие Histeridae (Paromalus parallelopipedus Hbst., Plegaderus vulneratus Panz.)	ф. х	42
Tomicobia seitneri Rusch.	п	37
Thanasimus rufipes Brahm.	х	37
Polygraphus subopacus Thoms.	д	37
Nudobius lentus Grav.	х	27
Хальциды-паразиты P. poligraphus L. (Pachyceras xylophagorum Ratz., Dinotiscus capitatus Foerst.)	п	27
Hypophloeus fraxini Kug., H. suturalis Payk.	х	25
Lonchaea (L. collini Hack., L. scutellaris Rd.)	х	24
Cecidomiidae	м	24
Epuraea spp.	х	22
Pachygaster minutissima Ztt.	м	22
Laemophloeus abietis Wank.	ф. х	20
Tetropium fuscum F., T. castaneum L.	д	17

Название	Биологические группы*	Встречаемость в %
Lycoriidae	м	15
Acanthocinus aedilis L.	д	12
Monochamus sutor L., M. urussovi Fisch.	д	12
Paururus juvencus L., P. noctilio F.	д	12
Scoloposcelis pulchella Ztt.	х	12
Gelechia sp.	м	12
Прочие, единично встречающиеся 28 видов		
Тип Polygraphus subopacus, Губаха		
Доминанты:		
Polygraphus subopacus Thoms.	д	72
Сопутствующие:		
Pissodes harcyniae Hbst.	д	48
Хальциды-паразиты P. subopacus Thoms. (Pachyceras xylophagorum Ratz., реже Dinotiscus capitatus Foerst., редко Eurytoma morio Boh.)	п	48
Crypturgus cinereus Hbst.	д	41
Scoloposcelis pulchella Ztt.	х	41
Мелкие стафилиниды (Phleopora testacea Mannh., Placusa depressa Märkl., Phleonomus sjobergi Sahlb., одинично Eusphalerum minutum F.)	ф. х	31
Medetera (?fasciata Frey., единично M. signaticornis Lw.)	х	28
Laemophloeus (L. alternans Er., L. abietis Wank.)	ф. х	28
Браконидь-паразиты P. subopacus Thoms. (Ecphylus hylesini Ratz., единично Spathius exarator L., S. brevicaudis Ratz.)	п	28
Паразиты P. harcyniae Hbst. (Epiurus terebrans L., реже Coeloides ? melanostigma Strand)	п	28
Acanthocinus aedilis L.	д	24
Thanasimus rufipes Brahm.	х	24
Trypodendron lineatum Ol.	д	21
Leptura spp.	д	14
Ips typographus L.	д	14
Monochamus sutor L., M. urussovi Fisch.	д	14
Orthotomicus suturalis Gyll.	д	14
Pityogenes chalcographus L.	д	14
Hypophloeus suturalis Payk., H. fraxini Kug.	х	14
Cecidomiidae	м	10
Paururus juvencus L., P. noctilio F.	д	10
Arthrolips obscurus Sahlb.	м	10
Прочие, единично встречающиеся 14 видов		
Тип Polygraphus subopacus Thoms., учлесхоз		
Доминанты:		
Polygraphus subopacus Thoms.	д	100
Хальциды-паразиты P. subopacus (Pachyceras xylophagorum Ratz., реже P. eccoptogastri Ratz., Dinotiscus capitatus Foerst., Rhopalicus azureus Ratz., Eurytoma morio Boh.)	п	90
Laemophloeus (L. alternans Er., L. abietis Wank.)	ф. х	76
Thanasimus rufipes Brahm.	х	62
Crypturgus cinereus Hbst.	д	57
Сопутствующие:		
Medetera (M. signaticornis Lw., редко M. pinicola Kow., M. stackelbergi Par.)	х	48
Ips typographus L.	д	48
Ecphylus hylesini Ratz.	х	48
Scoloposcelis pulchella Ztt.	х	38
Pityogenes chalcographus L.	д	29
Lado jelskii Wank.	ф. х	29
Мелкие Staphylinidae (Placusa depressa Märkl., Phleopora testacea Mannh., реже Phleonomus sjobergi Sahlb., Thectura cuspidata Er., Phleostiba lapponica Ztt.)	ф. х	29
Epuraea spp.	х	24
Hypophloeus linearis F.	ф. х	24

Название	Биологические группы*	Встречаемость в %
Corticaria spp.	м	24
Acanthocinus aedilis L.	д	19
Pissodes harcyniae Hbst.	д	19
Паразиты P. harcyniae Hbst. (Epiurus terebrans Ratz., редко Allodorus semirugosus Nees.)	п	19
Pityophthorus micrographus L.	д	19
Hypophloeus suturalis Payk (единично H. fraxini Kug.)	х	19
Monochamus urussovi Fisch., M. sutor L.	д	14
Coeloides (C. bostrychorum Gir., единично Coeloides sp.) — паразит типографа	п	14
Rhopalicus tutella Walk. — паразит типографа	п	14
Rhaphidia sp.	х	14
Phoridae	м?	14
Atanycolus initiator Nees.	п	14
Рогохвосты (Sirex gigas L., Paurus juvencus L.)	д	14
Rhyssa persuasoria L.	п	14
Прочие, единично встречающиеся 25 видов		

* д — древогрызы, х — хищники, ф.х — факультативные хищники, п — паразиты, м — мусорщики (потребители разлагающегося луба, детрита из ходов и мицелия).

Таблица 3

Состав основных биоценотических группировок осенью второго года заселения

Название	Биологические группы	Встречаемость в %
Тип Ips typographus, Губаха		
Доминанты:		
Lycoriidae	м	64
Pachygaster minutissima Ztt.	м	64
Crypturgus cinereus Hbst.	д	57
Сопутствующие:		
Erinna cincta Deg.	х	50
Medetera (?fasciata Frey.)	х	43
Pytho depressus L.	м	43
Cecidomiidae	м	43
Hypophloeus (H. fraxini Kug., H. suturalis Payk.)	х	36
Мелкие Histeridae (Paromalus parallelopipedus Hbst., Plegaderus vulneratus Panz.)	х	36
Nudobius lentus Grav.	х	36
Scoloposcelis pulchella Ztt.	х	36
Monochamus sutor L., M. urussovi Fisch.	д	21
Polygraphus subopacus Thoms.	д	21
Acanthocinus aedilis L.	д	21
Мелкие стафилиниды (Phleonomus sjobergi Sahlb., Thectura cuspidata Er.)	ф. х	21
Trypodendron lineatum Ol.	д	15
Hylurgops palliatus Gyl.	д	15
Leptura spp.	д	15
Lonchaea (L. scutellaris Rd.)	х	15
Прочие, единично встречающиеся 4 вида		
Тип Ips typographus, учлесхоз		
Доминанты:		
Crypturgus cinereus Hbst.	д	70
Сопутствующие:		
Thanasimus rufipes Brahm.	х	50
Laemophloeus abietis Wank.	ф. х	40

Название	Биологические группы	Встречаемость в %
Lycoriidae	м	35
Rhagium inquisitor L.	д	30
Pachygaster minutissima Ztt.	м	25
Hypophloeus (H. fraxini Kug., H. suturalis Payk.)	х	25
Erinna cincta Deg.	х	20
Nudobius lentus Grav.	х	20
Medetera signaticornis Lw.	х	15
Мелкие Histeridae (Paromalus parallelopipedus Hbst., Plegaderus vulneratus Panz.)	ф. х	15
Прочие, единично встречающиеся 16 видов		
Тип Polygraphus subopacus, Губаха		
Доминанты:		
Polygraphus subopacus Thoms.	д	100
Crypturus cinereus Hbst.	д	60
Сопутствующие:		
Хальциды-паразиты P. subopacus Thoms. (Dinotiscus capitatus Foerst., Pachyceras xylophagorum Ratz.)	п	35
Medetera (? fasciata Frey)	х	30
Laemophloeus (L. alternans Er., L. abietis Wank.)	ф. х	30
Trypodendron lineatum Ol.	д	30
Lycoriidae	м	25
Xylechinus pilosus Ratz.	д	25
Thanasimus rufipes Brahm.	х	25
Ecphylus hylesini Ratz.	п	25
Scoloposcelis pulchella Ztt.	х	25
Мелкие стафилиниды (Phleonomus sjobergi Sahlb., Phleostiba lapponica Ztt., Atheta sp., Phleopora angustiformis Baudi)	ф. х	25
Мелкие Histeridae (Paromalus parallelopipedus Hbst., Plegaderus vulneratus Panz.)	ф. х	25
Leptura spp.	д	20
Hylurgops palliatus Gyl.	д	20
Orthotomicus suturalis Gyl.	д	20
Cecidomiidae.	м	15
Прочие, единично встречающиеся 25 видов		
Тип Polygraphus subopacus, учлесхоз		
Доминанты:		
Polygraphus subopacus Thoms.	д	86
Laemophloeus (L. alternans Er., L. abietis Wank.)	ф. х	71
Сопутствующие:		
Monochamus sp.	д	43
Leptura spp.	д	43
Pytho depressus L.	м	29
Erinna sp.	х	29
Crypturgus cinereus Hbst.	д	14
Pachyceras xylophagorum Ratz.	п	14
Pogonocherus fasciculatus Deg.	д	14
Мелкие Histeridae (Paromalus parallelopipedus Hbst., Plegaderus vulneratus Panz.)	ф. х	14
Pityophthorus micrographus L.	д	14
Прочие, единично встречающиеся 15 видов		

Население корневых лап гораздо беднее, чем население ствола, но в общем однотипно и сходно с группировками насекомых на лежащих деревьях, которые не приводятся из-за недостатка места.

Население ствола и кроны изучено лишь на моделях, число которых (всего 54 дерева всех типов заселения, включая 11 лежащих елей, притом взятых в разное время года) недостаточно для подобной характеристики всех биоценотических группировок. Наиболее обычный и простой случай представляет дерево, население которого в вершинной части ствола

становится лишь несколько беднее в количественном и видовом отношениях за счет выпадения многих более гигрофильных форм. В этих

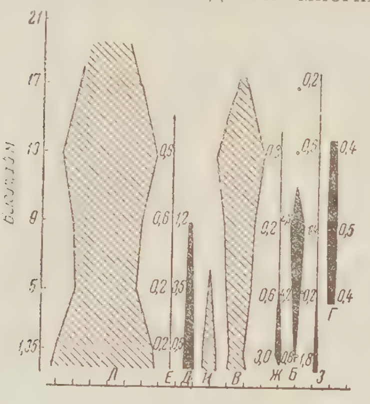


Рис. 2. Распределение по высоте и численность обитателей ствола на усыхающей ели 572, заселенной по типу Polygraphus poligraphus

А — плотность поселения Polygraphus poligraphus L. (единично P. subopacus Thoms.), *Б* — Pachyceras xylophagorum Ratz. (кружок—самки в маточных ходах полиграфа), *В* — личинки смолевки, *Г* — ее паразиты Doryctodes gallicus Reinh. и Coelodes sp., *Д* — личинки Medetera signaticornis Lw., *Е* — личинки и имаго Laemophloeus alternans Er. и L. abietis Wank., *Ж* — личинки Epuraea sp., *З* — имаго и личинки мелких стафилинид (ряд видов), *И* — плотность поселения Crypturgus cinereus Hbst. [Контуры для хищников и паразитов залиты, для короедов и смолевок — заштрихованы, сплошной линией отмечены поселения прошлого года (вылет, продукция), пунктиром — годы учета. Те же обозначения на рис. 3]

случаях ведущий вид[2] заселяет весь ствол вплоть до вершины (рис. 2). На многих елях группировки с Polygraphus subopacus и P. poligraphus в качестве ведущих видов заменяются в вершинной части ствола поселениями Pityogenes chalcographus L. или Pityophthorus micrographus L. с их спутниками. В обоих случаях в средней части ствола и в области кроны часто обнаруживаются ходы смолевки (Pissodes harcyniae Hbst.), как того же года поселения, так и предыдущего; иногда отмечаются ходы Monochamus. Наконец, особым случаем является вершинный тип усыхания ели, наблюдавшийся лишь в учлесхозе. На этих деревьях вершинная часть ствола заселялась Polygraphus poligraphus L., обычно вместе с Ips duplicatus Sahlb. или Ips typographus L., нижняя часть ствола на следующий год — типографом, Hylirgops palliatus Kyll. или Polygraphus subopacus Thoms.

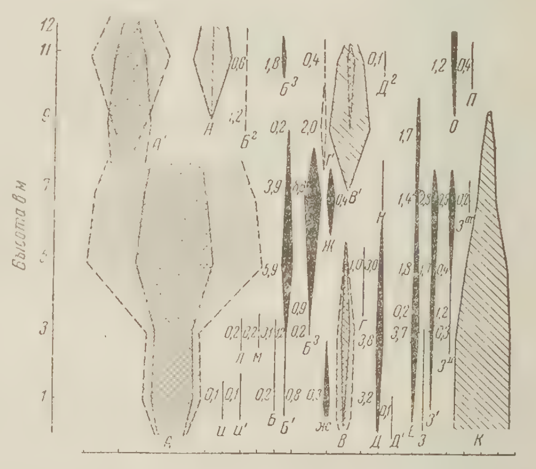


Рис. 3. Распределение по высоте и численность обитателей ствола на усохшей ели 536, заселенной по типу Polygraphus subopacus

А — Polygraphus subopacus Thoms., *А'* — Polygraphus poligraphus L., *Б* — личинки Pachyceras xylophagorum Ratz., *Б'* — Cosmophorus klugii Ratz., $Б^2$ — летные отверстия Dinotiscus capitatus Foerst., единично. P. xylophagorum Ratz., $Б^3$ — коконы Ecphylus hylesini Ratz., *В* — Ips typographus L., *В'* — то же поселение 1954 г., *Г* — личинки и куколки Rhopalicus tutella Walk.; *Г'* — летные отверстия того же вида и, возможно, других хальцид-паразитов типографа, *Д* — личинки Medetera signaticornis Lw., *Д'* — личинки Lonchaea scutellaris Rd., $Д^2$ — личинки Botanobia dubia Macq., *Е* — личинки Scoloposcelis pulchella Ztt., *Ж* — личинки Thanasimus rufipes Brahm., *З* — мелкие Staphylinidae, имаго и личинки, *З'* — личинки имаго Laemophloeus alternans Er., L. abietis Wank. $З^{II}$ — личинки, единично куколки Lado jelskii Wank., $З^{I}$ — личинки Hypophloeus linearis, *И* — имаго Corticaria sp., *И'* — личинки Lycoriidae, *К* — примерная плотность поселения Crypturgus cinereus Hbst., *Л* — личинки Acanthocinus aedilis L., *М* — коконы Atanycolus initiator Nees, *Н* — личинки Magdalis? violacea L., *О* — Pityophthorus micrographus L., *П* — личинки Rhaphidia sp.

На рис. 2 и 3 приведены два из указанных случаев. В момент учета — 23 сентября 1955 г. на ели 572 (рис. 2) хвоя была еще зеленая, но редкая, луб «сочный темный»; корневые лапы с условно здоровым лубом; дерево диаметром 28 *см*. I класса Крафта,

---

[2] Ведущим видом мы называем вид, как правило, преобладающий в группировке по числу особей, определяющий ее состав и сукцессию.

находилось в здоровом насаждении. Ель 536 (рис. 3) уже 23 августа 1955 г. была без хвои, луб «сочный темный»; корневые лапы с присохшим лубом; диаметр 20 *см*, II класса Крафта; расположена на окраине очага размножения типографа. На обоих рисунках линиями или контурами отмечены районы заселения и численность [цифра или ширина контура, масштаб внизу рисунка, причем каждое малое деление соответствует 1 личинке смолевки (Pissodes harcyniae Hbst.) и ее паразитов, 1 жуку Ips typographus L. или I. duplicatus Sahlb., 1 личинке Tanasimus rufipes Brahm. на 10 *дм*², либо 10 жукам или личинкам Polygraphus subopacus Thoms. и 1 особи других видов насекомых на 1 *дм*²]. Паразиты полиграфа (Pachyceras xylophagorum Ratz.) и смолевки выведены из личинок или коконов зимой. На уровне 1,0—1,5 *м* от комля на ели 572, кроме отмеченных, единичные личинки Rhaphidia sp., имаго Corticaria sp., Nudobius lentus Grav. и паразит имаго полиграфа Cosmophorus klugii Ratz.

Можно констатировать, что для ели в обследованных насаждениях население вершинных частей ствола в общем соответствует основной биоценотической группировке в нижней части ствола (от 1,5 *м* и выше), по ведущему виду которой выделяется тип заселения дерева. Типы заселения характеризуются как составом и сукцессией населения, так и «таксационно-патографическими» признаками, в том числе темпом ослабления дерева и вызываемыми уже насекомыми скоростью и характером отмирания хвои, луба и древесины (табл. 4).

Таблица 4

Таксационно-патографическая характеристика усохших елей с различным типом заселения в Губахинском лесничестве

Тип заселения	Polygraphus subopacus			Tetropium			Ips typographus		
Класс развития	IV, V			I, II			I, II, III IV		
Диаметр	8—20 *см*, 76,7% 24—36 *см*, 23,0%			24—28 *см*, 14,3% 28—36 *см*, 52,4% 40—52 *см*, 33,3%			8—20 *см* 23,8% 24—28 *см*, 42,8% 32—44 *см*, 33,4%		
Наличие гнили	нет			у 71,5% деревьев			нет		
Темп ослабления	медленный			медленный			быстрый		
Год заселения / Состояние елей	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Хвоя зеленая	29,2*	0	0	5	0	0	4,8	0	0
„ желто-зеленая	12,5	0	0	9	0	0	23,3	0	0
„ опала	58,3	100	100	86	100	100	71,5	100	100
Луб условно здоровый	16.7	0	0	0	0	0	0	0	Кора отвалилась
„ пятнистый	20,8	0	0	15	0	0	23,8	0	
„ темный	54,2	58,0	12,5	85	18,2	0	42,8	0	
„ разъеденный	4,2	21,3	0	0	72,8	100	33,4	78,6	
„ присохший	4,2	5,2	12,5	0	0	0	0	0	
„ сухой	0	10,5	75,0	0	9,0	0	0	21,4	
Заболонь условно здоровая	27,2	0	0	0	0	0	0	0	0
„ светлая	63,7	50,0	50,0	29	0	0	21,4	0	0
„ с синевой	9,1	37,5	50,0	71	100	100	78,6	100	100

* Все цифры даны в процентах к числу деревьев, на которых учтены соответствующие показатели.

О значении абиотических и биотических факторов в возникновении и динамике наблюдавшихся нами очагов

Начало «вспышки» усыхания ели в учлесхозе мы непосредственно не наблюдали (оно падает на весну и лето 1954 г.), и о причине усыхания можем судить лишь по косвенным данным. В 1952—1953 гг. на Урале

в целом (Степанов, 1955) и в Кунгурском районе, в частности, наблюдался заметный дефицит влажности, причем сумма осадков за лето падала до 12,3% ниже средней многолетней величины. По-видимому, еловые насаждения на известково-карбонатных почвах, находящиеся в верхней части склона долины р. Сылвы и в наибольшей степени подверженные действию ветров, были заметно ослаблены. Повторявшиеся на протяжении ряда лет благоприятные для размножения короедов условия создали возможность массового поражения ели. Характерно, что усыхание ели приурочено к участкам, где еще ранее имелись резервации вредителей. Так, на пробе 2 (квартал 45) находятся две крупные ели, наполовину вывороченные ветром и заселенные еще в 1953 г. по типу Polygraphus subopacus; много подобных деревьев в квартале 37.

Иными словами, непосредственной причиной возникновения очагов усыхания ели в учлесхозе является размножение короедов (особенно типографа) и отчасти — усачей (Monochamus sutor L., M. urussovi Fisch.). Это размножение вызвано в свою очередь как условиями среды, благоприятными для вредителей и неблагоприятными для ели и вызвавшими ее ослабление, так и причинами чисто биоценотического порядка, а именно — резко изменившимися соотношениями между основными видами вредителей и их врагами. Еще большее влияние биоценотические отношения оказывают на дальнейшую судьбу очага. Если на елях, заселенных по типу Polygraphus subopacus (в здоровых насаждениях), типограф выступает лишь в качестве сопутствующего вида и не дает большой продукции, то в очаге усыхания он образует плотные поселения и выступает в качестве ведущего вида соответствующего типа заселения. В первом случае заселенность всех деревьев паразитами и хищниками в общем однотипна, и коэффициент выживания короедов (отношение числа вылетевших жуков к числу поселившихся) колеблется от 0,1 до 2,5—3,0; в участках же с резко увеличенным отпадом выживаемость разных видов короедов в разные периоды вспышки очень различна. (Подробнее вопрос о влиянии паразитов и хищников на размножение короедов будет рассмотрен в другом месте, здесь же приведены лишь некоторые данные). Так, уже осенью 1954 г. второе (в основном, по-видимому, сестринское) поколение типографа на многих елях было уничтожено почти полностью. В то же время и на тех же деревьях (в самостоятельных поселениях) Polygraphus poligraphus L. был заражен слабее, коэффициент выживания его был в целом больше единицы, а Polygraphus subopacus Thoms. дал наибольший коэффициент выживания.

В 1955 г. численность типографа в насаждении резко уменьшилась, он заселил большинство усыхающих деревьев лишь в вершинной части ствола и то с небольшой плотностью поселения, нижняя же часть ствола до 2—3 *м* от комля была заселена Hylurgops palliatus Gyll. (рис. 3). В 1955 г. увеличилась численность хищников — личинок мух рода Medetera (особенно M. signaticornis Lw.), отчасти — Lonchaea scutellaris Rd., имаго и личинок жуков Thanasimus rufipes Brahm., Platysoma lineare L., Nudobius lentus Grav., Hypophloeus suturalis Payk., H. fraxini Kug. Деятельность хищников и паразитов (особенно Coeloides bostrychorum Gir., Pachyceras xylophagorum Ratz. и многих других видов) привела к тому, что вылета жуков из поселений 1955 г. не было ни у типографа, ни у Polygraphus poligraphus L., хотя погодные условия 1955 г. благоприятствовали развитию короедов. Весной 1956 г. усыхание полностью прекратилось, а сухостой в основном был удален еще зимой.

В Губахинском лесничестве причина усыхания ясна — это действие дымовых газов Губахинского коксохимического завода и Кизеловской ГРЭС (Зиновьев, 1956). Однако и здесь скорость распространения очага усыхания в значительной мере объясняется теми же климатическими и биоценотическими факторами. Архивные материалы Пермского управления лесного хозяйства и наши наблюдения 1952—1956 гг. показывают, что

граница между здоровыми и усыхающими насаждениями отодвигается от г. Губахи со скоростью 0,2—0,4 *км* в год, причем это расширение очень неравномерно в различных направлениях и в разные годы. В частности, здесь имеет большое значение такой фактор, как ветер. В квартале 8 (проба 1) усыхание началось в 1952 г. и продолжалось вплоть до 1956 г. Численность паразитов и хищников в этом насаждении в 1952—1953 гг. была меньше, чем в 1954—1955 гг., а выживаемость короедов, особенно типографа и Ips duplicatus Sahlb., выше в два-три раза (по учетам на 1—3 моделях ежегодно и по глазомерным определениям). Особенно высокая зараженность короедов паразитами (Coeloides bostrychorum Gir., Tomicobia seitneri Rusch., Dinotiscus capitatus Foerst. и другие виды) и высокая численность хищников отмечены в 1955—1956 гг. в квартале 8 (когда большая часть древостоя уже погибла), а также во время ежегодных учетов в слабо поврежденных насаждениях кварталов 29 и 73.

Следовательно, и в Губахинском лесничестве наблюдается увеличенная численность энтомофагов в затухающих очагах и на рассеянных по здоровому насаждению елях, заселенных по типу Polygraphus subopacus или по типу Polygraphus punctifrons. Это вполне подтверждает мнение А. И. Куренцова (1941, 1950) о том, что энтомофаги играют основную роль в ограничении численности вредителей в диффузных очагах. Однако нам представляется нецелесообразным применение термина «очаг размножения вредителей» к диффузным очагам А. И. Куренцова (1950) и наблюдавшимся нами случаям заселения отдельных усыхающих елей (по типу Polygraphus subopacus, P. punctifrons, а отчасти и по типу Tetropium) и единичных ветровальных деревьев, а тем более — отдельных отмирающих ветвей живых деревьев (Старк, 1925а). Указанные случаи и по характеру, и по напряженности биоценотических связей, и по значению для лесоводства резко отличаются от настоящих вспышек массового размножения, очаги которых могут быть куртинными или концентрированными (Куренцов, 1950). К первым можно отнести очаги в кварталах 45 и 37 учлесхоза, ко вторым — очаги в квартале 8 Губахинского лесничества. В этих случаях наблюдается массовое заселение жизнеспособных деревьев, усыхание имеет сплошной характер. При этом, если в предшествовавшие годы здесь также имелись ели, усохшие лишь по типу Polygraphus subopacus, отчасти — Tetropium и подростовому (последние два типа — в Губахинском лесничестве), то в период вспышки резко преобладал тип Ips typographus. В учлесхозе в период затухания очага большое значение приобретают типы Polygraphus poligraphus и Hylurgops palliatus. Иначе говоря, такой очаг имеет сложную структуру, слагаясь из отдельных группировок насекомых (тип заселения), закономерно сменяющих одна другую. В случае же «диффузных очагов» эти деревья по существу являются резервациями вредителей, где размножение их сдерживается деятельностью паразитов и хищников и неблагоприятными микроклиматическими условиями.

Причина смены группировок (типов заселения) и затухания очагов в значительной мере заключается в биоценотических отношениях, а именно — в быстро возрастающей роли паразитов и хищников, часть из которых, по-видимому, переходит из резерваций. Так, массовый лет паразитов (Coeloides bostrychorum Gir., Rhopalicus tutella Walk., Pachyceras xylophagorum Ratz.) на деревьях, заселенных типографом, в очаге наблюдался уже осенью 1954 г., значительное же количество хищников появилось здесь лишь на 2-й год вспышки.

Выводы

1. Следует различать случаи массового размножения короедов и размножения их в резервациях, примерно на одном уровне, без значительного увеличения запаса вредителей. В таких резервациях (отдельные руб-

ленные, ветровальные или отмирающие деревья) размножение вредителей сдерживается биоценотическими факторами. Одновременно эти же резервации служат и хранителями большого числа паразитов и хищников.

2. Случаи массового размножения короедов, как и других вредителей, характеризуются, в первую очередь, нарушением нормального соотношения между отдельными компонентами биоценоза, благодаря чему резко возрастает коэффициент выживания вредителей. Причиной же этого нарушения «равновесия» могут быть как биоценотические факторы (размножение листогрызущих вредителей), так и метеорологические или иные (задымление).

3. Очаги массового размножения можно разделить, вслед за А. И. Куренцовым (1950), на куртинные и концентрированные. Структура очагов резко отлична от резерваций — здесь преобладают другие типы заселения деревьев, биоценотическая роль тех же видов совершенно иная. Если в резервации типограф выступает лишь как сопутствующий вид в поселениях типа Polygraphus subopacus, то здесь он образует основной, притом преобладающий, тип заселения. Структура изменяется с возрастом очага.

4. Основную или во всяком случае значительную роль в динамике и затухании очага играют биоценотические факторы, в особенности деятельность паразитов и хищников; отдельный вид паразита или хищника сам по себе не имеет значения, а в качестве ограничивающего фактора действует целый комплекс видов.

ЛИТЕРАТУРА

Буковский В. И., 1940. Некоторые данные о врагах и сожителях короедов в Крыму, Тр. Крымск. заповедн., вып. 2.

Зиновьев Г. А., 1956. Вторичные вредители хвойных насаждений Кизеловского лесхоза Молотовской области, Уч. зап. Молотовск. ун-та, т. 10, вып. 1.

Ильинский А. И., 1931. К вопросу о типах отмирания и заселения вредителями сосновых стволов в лесах Украины, Сер. научн. изд. Украинск. зональн. н.-иссл. ин-та лесн. хоз-ва и пром., вып. 1. (на укр. яз.).

Климатологический справочник по СССР, 1946, вып. 9 по Молотовск., Свердловск., Челябинск. обл. и Башкирск. АССР, Свердловск, Упр. гидрометслужбы.

Криволуцкая Г. О., 1956. Некоторые закономерности развития вторичных вредителей на гарях в елово-пихтовых лесах о. Сахалина, Сообщ. Сахалинск. филиала АН СССР, вып. 3.

Куренцов А. И., 1941. Короеды Дальнего Востока СССР, Изд-во АН СССР, М.—Л.—1950. Вредные насекомые хвойных пород Приморского края, Тр. Дальневост. филиала АН СССР, сер. зоол., т. I(IV).

Милованович Д., 1928. Типы лесов Среднего Урала (Нижне-Тагильского округа), Пермь.

Пономарев А. Н., 1950. Растительный мир, Сб. «Кунгурский заповедник Предуралье», Молотовск. книжн. изд-во.

Прозоров С. С., 1929. Гари в сосновых лесах, как очаги заражения, Тр. Сибирск. ин-та сельск. хоз-ва и лесоводства, т. 12, вып. 1.

Пятницкий Г. К., 1930 (1929). Материалы к познанию короедов ельников Пошехонского уезда Ярославской губернии, Защита раст., т. VI, вып. 5-6.

Руководящие указания по лесозащите, 1956, Изд. Мин-ва сельск. хоз-ва СССР, М.

Селиванов И. А., 1951. К эколого-фитоценологической характеристике заповедника «Предуралье», Докл. об-ва естествоиспытат. при Молотовск. ун-те, вып. 1.

Старк В. Н., 1925. Значение пожарищ в деле образования короедных очагов в Брянской губернии, Защита раст., т. II, вып. 1.—1925а. К типологии короедных очагов хвойных лесов Карагижско-Крыловской лесной дачи Брянской губернии, Защита раст., т. II, вып. 2.

Степанов Н. Д., 1955. Погода Среднего Урала, Свердловск. книжн. изд-во.

Saalas U., 1917. Die Fichtenkäfer Finnlands, I. Helsinki.—1951. Einiges über Charakterarten der Käferbestände an Fichten von verschiedener Beschaffenheit, Zschr. ang. Entomol., vol. XXXIII, Hft. 1/2.

Schimitschek E., 1952—1953. Forstentomologische Studien im Urwald Rotwald. Teil I—III, Zschr. angew. Entomol., vol. XXXIV, Hft. 2, 4; vol. XXXV, Hft. 1.

ON THE STRUCTURE, DYNAMICS AND TYPOLOGY OF THE NUCLEI OF BARKBEETLES OUTBREAKS

G. A. ZINOVJEV

Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR (Leningrad)

Summary

The author suggests to distinguish the reservations of barkbeetles (single dying off trees or branches in healthy stands) and the types of barkbeetles outbreaks which, according to A. I. Kurentsov (1950), may be divided into spotted and concentrated ones. In one and the same stand the representatives of the family Ipidae form settlements of different character. So in the Piceeta of Western foot-hills of Middle Ural two types of the colonization on Abies sibirica Ledb. may be found: the type Monochamus and the type Xylechinus pilosus; six types of the colonization on Picea obovata Ledb. may be found: the types Ips typographus, Polygraphus subopacus, P. poligraphus, Hylurgops palliatus, Tetropium. and the slowly-growing free type (Pityogenes chalcographus + Polygraphus punctifrons). The structure and dynamics of the nuclei of barkbeetles outbreaks of different types and the role of both abiotic and biotic factors are analysed in the paper.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1958, том XXXVII, вып. 3

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ ПО БОРЬБЕ С ХРУЩАМИ В ЧЕХОСЛОВАКИИ [1]

В. ЛАНДА, И. ГРДЫ, К. НОВАК, В. СКУГРАВЫ

Энтомологическая лаборатория Чехословацкой Академии наук (Прага)

Изучением хрущей в Чехословакии мы занимались с 1951 г., сначала на биологическом факультете Карлова университета в Праге, затем в энтомологической лаборатории Чехословацкой Академии наук. Основное внимание мы сосредоточили на майском хруще (Melolontha melolontha L.), личинки которого наносят серьезный ущерб в южных частях Моравии и Словакии и в Северной Чехии. Эти исследования были продолжением работ И. Кратохвила, с 1940 г. изучавшего распространение хрущей на территории Чехословакии (J. Kratochvil, V. Landa, K. Novák, V. Skuhravý, 1953).

Мы занялись прежде всего теми проблемами, решение которых может непосредственно способствовать усовершенствованию методов борьбы с хрущами — изучением продолжительности периода дополнительного питания в природных и в лабораторных условиях, размещения жуков и определением возраста популяции в начале дополнительного питания. В лаборатории и при полевых исследованиях мы исследовали влияние на имаго ДДТ и ГХЦГ, применяемых в виде порошка или аэрозолей, в частности, влияние на самок сублетальных дозировок этих инсектицидов, а также развитие и функции органов размножения самцов на обработанном участке. Кроме того, было изучено размещение личинок на культурных угодьях. В статье приводятся итоговые материалы наших исследований.

Продолжительность периода первого дополнительного питания и размещение жуков на пораженном участке

Химические мероприятия по борьбе с жуками следует проводить в период дополнительного питания, продолжающийся от 9 до 21 дня. В лабораторных условиях продолжительность периода первого дополнительного питания составляла 14—16 дней (при средней температуре 18°, максимальной 24°, минимальной 13,5°, при относительной влажности 58,8%) и 11—13 дней (при средней температуре 17,9°, максимальной 28,5°, минимальной 12,5°, при относительной влажности 40—75%). В природе продолжительность этого периода в 1952 г. составляла 16 дней (с 23 апреля по 10 мая при средней температуре 14,5°, сумме осадков 33,1 *мм*, дней с осадками — 9), в 1954 г.— 8 дней (с 9 апреля по 17 мая при средней температуре 14,0°, без осадков) и 7 дней (с 9 по 16 мая при средней температуре 14,0°, без осадков). Сопоставление этих данных показывает, что про-

[1] Основные положения статьи были доложены первым из авторов на заседании Московского отделения Энтомологического общества в ноябре 1956 г.

должительность периода первого дополнительного питания находится в зависимости не только от температуры, но и от количества осадков, а также от других факторов (условия питания на пораженном участке, степень развития листьев). Чем позже жуки выходят из почвы, тем быстрее завершается их питание. Поэтому время, пригодное для проведения химических мероприятий, может быть сравнительно очень коротким, иногда всего лишь 3 дня (V. Landa, K. Novák, V. Skuhravý, J. Hrdý, 1955).

На ряде участков мы следили также за размещением жуков в период первого дополнительного питания. Заселение жуками пораженных участков зависит от типа растительного покрова и от рельефа местности. В сравнительно небольших лесах, со всех сторон окруженных полями, численность жуков снижается по направлению к центру лишь незначительно, оставаясь и в центре таких лесов высокой. В больших же лесных массивах жуки сосредоточены по краям насаждения. На расстоянии 100 *м* от опушки они встречаются уже лишь изредка. В случае полного объедания листвы полоса поражения, конечно, передвигается в глубь леса. В качестве примера можно привести размещение жуков в дубняке (78 *га*), окруженном полями, и в большом дубовом лесу (2500 *га*) с ровным краем, обращенным к обширному пространству, откуда прилетают жуки (см. таблицу).

Количество жуков, собранных при отряхивании на полотнище размером 3×3 м (среднее из шести проб)

Расстояние от опушки в *м*	Небольшой лесной массив		Крупный лесной массив	
	Число жуков			
	абс.	%	абс.	%
0	368	30	1351	50
50	329	25	607	27
100	213	17	285	12
150	197	15	34	1,5
200	174	13	11	0,5

При подготовке авиахимических мероприятий необходимо учитывать эти особенности распределения жуков.

Определение возраста популяции

Для определения срока проведения химических мероприятий необходимо знать возраст популяции. В практике применяется метод учета соотношения полов, основанный на том, что сначала вылетают самцы и только после них — самки. Мы на большом материале проверили факты, на

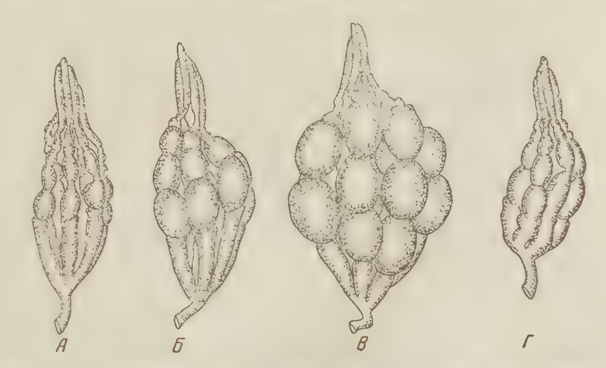


Рис. 1. Яйцевые трубочки хруща Melolontha melolontha в период первого дополнительного питания и после первой откладки яиц

А — начало первого дополнительного питания, *Б* — среднее развитие в период первого дополнительного питания, *В* — то же перед началом первой откладки яиц, *Г* — то же после первой откладки яиц

которых основан этот метод. Оказалось, что он пригоден только для определения сроков начала питания и конца вылета. Возраст популяции в месте питания этим методом определить нельзя. После вылета жуков устанавливается и в дальнейшем удерживается соотношение полов 1 : 1 со значительными колебаниями. Соотношение полов надо вычислять на основании просмотра минимум 400 экз., беря пробы не с отдельно стоящих деревьев, а с опушек. Однако и в этом случае наблюдаются значительные колебания.

Более надежно определение возраста популяции по развитию яичников. Этот метод, предложенный Фогелем (Vogel, 1950), основан на наблюдениях в период дополнительного питания за ростом яиц, проявляющимся в изменениях формы яичников. Наиболее пригодный для химической борьбы момент совпадает с состоянием, изображенным на рис. 1, *Б*. Для практических целей мы упростили этот метод: у жука-самки отрывали брюшко и слегка сдавливали его пальцами. Яичники при этом дуговидно выпячиваются наружу. По степени их развития и по размерам яиц легко установить, на какой стадии первого дополнительного питания находится самка. В течение получаса при помощи этого метода можно просмотреть десятки жуков без применения каких-либо инструментов.

Если дополнить полученные данные наблюдениями за вечерним передвижением хрущей, их отлетом и прилетом, то можно определить возраст популяции и достаточно точно установить наиболее пригодные сроки проведения химической борьбы.

Действие ДДТ и ГХЦГ на имаго хрущей

Мы изучали действие дустов ДДТ и ГХЦГ на хрущей как в лабораторных, так и в полевых условиях; в последних применялись как наземные опылители, так и самолеты. В опытах были использованы 5%-ный ДДТ

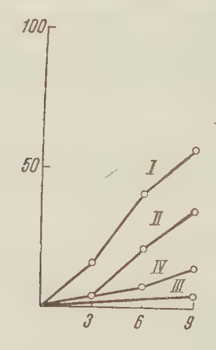


Рис. 2. Смертность самок Melolontha melolontha после опыливания ДДТ и ГХЦГ

На оси абсцисс — число дней после опыливания, на оси ординат — смертность в процентах. *I* — 5%-ный ДДТ, доза 240 *мг* на колокол Ланга-Вельта, *II* — 10%-ный ГХЦГ, доза 40 *мг* на колокол Ланга-Вельта, *III* — контроль при питании, *IV* — контроль при голодании

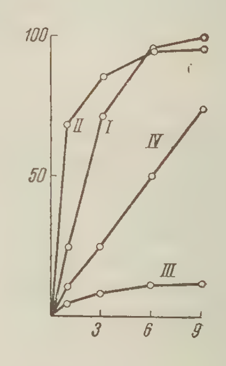


Рис. 3. Смертность самцов Melolontha melolontha после опыливания ДДТ и ГХЦГ

На оси абсцисс — число дней после опыливания, на оси ординат — смертность в процентах. *I* — 5%-ный ДДТ, доза 240 *мг* на колокол Ланга-Вельта, *II* — 10%-ный ГХЦГ, доза 40 *мг* на колокол Ланга-Вельта, *III* — контроль при питании, *IV* — контроль при голодании

чехословацкого производства (диноцид) и ДДТ советского производства, а также 12%-ный ГХЦГ советского производства и 10%-ный ГХЦГ чехословацкого производства.

Все опыты показали, что к действию инсектицидов, особенно к ДДТ, самцы значительно менее устойчивы, чем самки. (Результаты лабораторного опыта приведены на рис. 2 и 3.) В случае недостаточно эффективного применения ДДТ в Южной Моравии в 1951 г. из общего числа мертвых жуков было 94% самцов и лишь 6% самок. При оценке результатов опытов необходимо учитывать смертность самок.

В опытах было установлено, что устойчивость против инсектицидов у жуков быстро падает по мере их физиологического старения. Самка в период начала первого дополнительного питания гораздо устойчивее, чем после откладки яиц в период второго дополнительного питания. Это видно из опыта, проведенного нами в период дополнительного питания хрущей в 1951 г. (V. Landa, K. Novák, V. Skuhravý, 1952). Так,например, 12 мая 1951 г. через 3 дня после опыливания смертность самцов составляла 24%, самок — 0%; по истечении недели погибло 88% самцов и ни одной самки. При опыливании 31 мая 1951 г. смертность была следующей: по истечении 3 дней 44% самцов, 12% самок, неделю спустя — 100% самцов, 72% самок. Такое же соотношение погибших жуков наблюдалось после авиаопыливания в период, когда на участок прилетели самки, часть которых уже

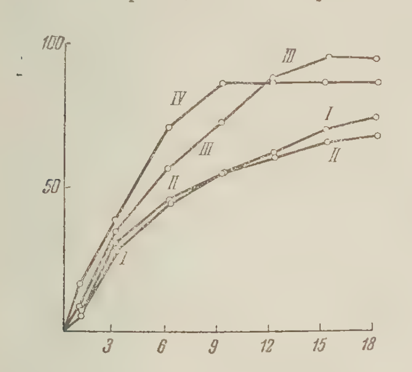


Рис. 4. Смертность самок Melolontha melolontha после опыливания 50%-ным ДДТ

На оси абсцисс — число дней после опыливания, на оси ординат — смертность в процентах. Доза: *I* — 80 *мг*, *II* — 160 *мг*, *III* — 320 *мг*, *IV* — 640 *мг* на колокол Ланга-Вельта

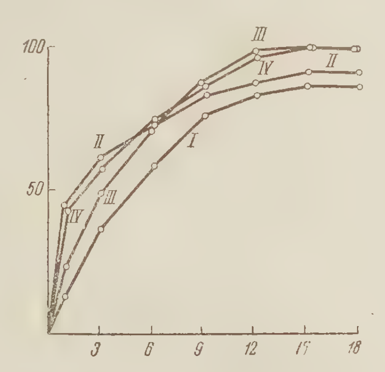


Рис. 5. Смертность самок Melolontha melolontha после опыливания 10%-ным ГХЦГ

На оси абсцисс — число дней после опыливания, на оси ординат — смертность в процентах. Доза: *I* — 2 *мг*, *II* — 40 *мг*, *III* — 80 *мг*, *IV* — 160 *мг* на колокол Ланга-Вельта

отложила яйца. Хотя число самок, отложивших яйца, по сравнению с числом не откладывавших, было невелико, первые составляли среди погибших самок большинство (J. Doskočil, V. Janda, V. Landa, K. Novák, V. Skuhravý, 1952). При выборе материала для проверки эффективности мероприятий надо проводить учет жуков в начале периода дополнительного питания, а при сравнительной оценке мероприятий, проводимых в более поздние периоды первого дополнительного питания, необходимо отдельно учитывать действие инсектицидов на самок, не откладывавших яиц.

Оказалось, что ГХЦГ по отношению к имаго хруща гораздо более эффективен, чем ДДТ. Действие ДДТ неудовлетворительно и его использование в борьбе с хрущами нецелесообразно. Это показали, например, результаты проверки обоих препаратов в лабораторных условиях в 1953—1954 гг. Испытаны 5%-ный ДДТ и 10%-ный ГХЦГ (чехословацкого производства) на самцах и самках периода первого дополнительного питания. Опыт по использованию 240 *мг* ДДТ на колокол Ланга-Вельта (=30 *кг/га*) и 40 *мг* ГХЦГ на колокол Ланга-Вельта (=5 *кг/га*), кроме явно заметного различия в действии на самок и самцов, показал, что эти дозы приближаются к летальным на 50% для обоих инсектицидов (в пересчете на смертность самок на 9-й день после обработки) (рис. 2 и 3).

Опыт, в котором использованы постепенно нарастающие дозы обоих инсектицидов, дал возможность выявить различия в ходе отравления и четко показал бо́льшую эффективность ГХЦГ даже при сравнительно малых дозах (рис. 4, 5, 6). Выводы о достаточной эффективности ГХЦГ при сравнительно небольших дозах (20 *мг*, 40 *мг* на колокол Ланга-Вельта, т. е. 2,5 *кг*, 5 *кг/га*) и относительно небольшом сроке действия (на 6-й

день после обработки смертность во всех сериях превышала 60%, на 9-й день — достигала 79—96%) очень важны для практики (J. Hrdý, 1955).

С данными лабораторных опытов совпадают результаты опытов в полевых условиях.

В 1951 г. мы проводили опыливание хрущей с самолетов 50%-ным ДДТ чехословацкого производства (диноцид) в дозировке 50 *кг/га*. Смертность составляла в среднем всего 33%. Диноцид действовал прежде всего на самцов и на более старых самок (после первой откладки яиц). Правда, после обработки большинство жуков оказалось на поверхности почвы с явными признаками отравления, но по истечении 2—3 дней они оправились. В подопытных сериях разлет самок и откладка яиц проходили нормально, и из яиц выходили жизнеспособные личинки (J. Doskočil, V. Janda, V. Landa, K. Novák, V. Skuhravý, 1952).

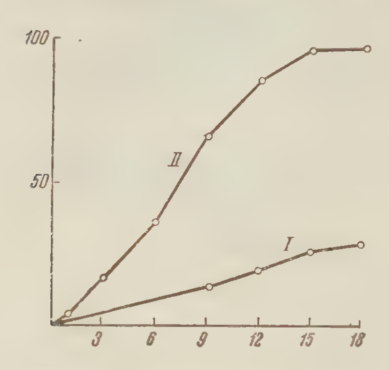


Рис. 6. Смертность самок Melolontha melolontha в контроле

На оси абсцисс — число дней, на оси ординат — смертность в процентах. *I* — контроль при питании, *II* — контроль при голодании

В том же году был поставлен опыт по опыливанию 5%-ным ДДТ (диноцид) и 12%-ным ГХЦГ площади, пораженной жуками Melolontha hippocastani F., с помощью наземного моторного опылителя. Обработка совпала со временем первой яйцекладки. В варианте с применением диноцида большинство жуков улетело с обработанной площади. Средняя плотность жуков снизилась с 10—15 до четырех на 1 $м^2$. Смертность была небольшой. На участке, обработанном ГХЦГ, разлет хрущей был незначительным. Смертность через 3 дня составляла 96% (самцов — 97,8, самок — 94,5%) (V. Landa, K. Novàk, V. Skuhravý, 1953).

В 1952 г. было проведено опытное опыливание с самолетов с применением ГХЦГ в период первого дополнительного питания. Установленная по учету на растениях фактическая доза инсектицида составляла 5—7 *кг/га*. Хрущи начали падать через 4—6 час. после обработки. Отлета с обработанной площади не наблюдалось. Смертность, определенная через день после обработки, равнялась 90%, через 2 дня — 93%, через 5—95% (V. Skuhravý, K. Novák, I. Hrdý, K. Hurka).

При воздействии ДДТ и ГХЦГ жуки и в лабораторных, и в полевых опытах вели себя неодинаково. Непосредственно после обработки участка при помощи ДДТ у хрущей наступает сильное возбуждение; уже через $^1/_2$ часа после обработки они начинают падать на землю, а значительное число их улетает с обработанного участка. Большинство отравленных жуков через 2—3 дня оправляется и самки приступают к нормальной откладке яиц. После применения ГХЦГ возбуждение слабее и наступает позже. Хрущи падают через 2—6 час. после обработки и большинство их погибает. Ввиду установленных фактов опыливание ДДТ при борьбе с майским хрущом в Чехословакии больше не применяется, в практику введено опыливание ГХЦГ [2].

В 1954 г. было испытано действие аэрозолей. Применялись полученные термическим путем аэрозоли 50%-ного ДДТ, 20%-ного ГХЦГ и комбинация 10%-ного ДДТ и 10%-ного ГХЦГ в дозах 4,5 *л/га* при помощи наземной аппаратуры. Работа проведена в сотрудничестве с

---

[2] В СССР в результате широких опытов, проведенных во Всесоюзном научно-исследовательском институте защиты растений (В. Н. Старк, В. М. Березина), также были получены убедительные данные, свидетельствующие о преимуществе ГХЦГ перед ДДТ в борьбе с майским хрущом (Ред.).

лабораторией фитопатологии Чехословацкой Академии сельскохозяйственных наук. При использовании ДДТ в виде аэрозолей выявились те же самые недостатки инсектицида, что и при использовании его в виде дуста. Жуки улетали с обработанной опушки леса, и смертность была очень незначительна. При применении аэрозоля ГЦХГ смертность достигала 94% для самцов и 74% для самок. Однако в этом случае действие яда крайне замедлялось. Наилучшие результаты были достигнуты при использовании комбинации ДДТ и ГХЦГ (смертность самцов 96%, самок 80%).

При использовании всех химических средств необходимо, чтобы жуки находились возможно дольше на обработанном участке, так как один лишь перелет жуков сквозь туман аэрозоля вызывает незначительную смертность. Опыты показали, что применение аэрозолей против хрущей возможно и может быть рекомендовано для борьбы с хрущами (V. Landa, K. Novák, V. Skuhravý, 1956).

В течение всей работы мы обращали особое внимание на оценку как опытных, так и производственных мероприятий. Мы исходили из точного определения физиологического состояния жуков в популяции и их размещения на пораженном участке. При этом применялись различные количественные методы.

1. Учет в деревянных ящиках размером 1×1 *м* с боковыми стенками высотой 5 *см* (по 10—15 на каждом опытном участке), куда собирали опадающих с деревьев жуков в разные сроки после обработки.

2. Установление процента смертности хрущей в садках (без дна), где на свежей, не обработанной инсектицидом листве содержались: а) жуки, улетевшие с обработанного участка; б) жуки, собранные с деревьев при помощи отряхивания через 0,5 часа после обработки; в) жуки, собранные через 12 час. после обработки; г) контрольные (по 400 жуков — 200 самцов и 200 самок).

3. Сбор с поверхности земли на площадке в 9 $м^2$ мертвых жуков, которых стряхивали с деревьев, растущих на этой площадке. Смертность вычислялась по соотношению числа живых и мертвых жуков. Определение велось по средним из трех проб с учетом распределения жуков на заселенном ими участке. Подсчет проводился через 12 и 24 часа после обработки, а в дальнейшем — через каждые 5—7 дней.

При оценке результатов надо учитывать нормальный ход динамики популяции в течение опытов (прилет жуков и их отлет с места питания). Указанные методы, дополненные наблюдениями за поведением хрущей, вполне достаточны для объективной оценки результатов мероприятия.

Сублетальное действие ДДТ и ГХЦГ на самок хрущей

В опытах по применению ДДТ значительное количество самок выживало. В опытах по применению ГХЦГ часть самок также еще некоторое время после проведения мероприятия продолжала жить. Следовательно, оказалось необходимым решить вопрос, в какой степени у этих самок проявляется действие сублетальных доз инсектицидов на откладку яиц. В опытах, в которых самки хрущей обрабатывались четырьмя дозами ДДТ и ГХЦГ (10%-ный ГХЦГ чехословацкого производства — 2,5 *кг*, 5 *кг*, 10 *кг*, 20 *кг/га*, 5%-ный ДДТ советского производства—10 *кг*, 20 *кг*, 40 *кг*, 80 *кг/га*), установлено весьма значительное снижение количества откладываемых яиц во всех вариантах с применением ГХЦГ. При применении ДДТ снижение яйцепродукции наблюдается лишь при больших дозах яда. При малых дозах ДДТ количество отложенных яиц не отличалось от контроля (и погибающие, и выживающие самки приступают к откладке яиц). Так, например, при дозе ДДТ в 30 *кг/га* на 9-й день после обработки наблюдалось выживание 36% самок, отложивших 171 яйцо. При обработке ГХЦГ в дозе 5 *кг/га* выжило 56% самок, но отложено было лишь

91 яйцо. В контроле найдены 172 яйца. Это показывает, что ГХЦГ оказывает отрицательное действие на откладку яиц. При вскрытии и гистологическом исследовании оказалось, что изменения происходят, прежде всего, в яичниках самок, подвергшихся влиянию инсектицида, — как погибших, так и выживших. Происходит деформация созревающих яиц в яйцевых трубочках и, кроме того, накопление зрелых яиц в яйцеводах и в нижних отделах яйцевых трубочек. Эти изменения приводят либо к полному подавлению яйцекладки, либо к снижению количества откладываемых яиц. Изменения происходят и в других органах, в частности в пищеварительном канале [3].

Эти данные имеют большое значение для практики. Они показывают, что ГХЦГ в сравнительно малых дозах влияет на количество откладываемых яиц даже в том случае, если самки погибают нескоро. При применении ДДТ такие изменения наблюдаются лишь под влиянием весьма высоких нерентабельных доз (I. Hrdý, 1955).

Развитие мужских половых органов и их функция

При применении ядохимикатов, особенно ДДТ, погибает всегда больше самцов, чем самок. Очень часто уничтожается подавляющее большинство самцов. Мы поставили себе целью выяснить, в какой степени снижение количества самцов влияет на откладку яиц. Поэтому мы следили за развитием мужских органов размножения, их функционированием и, кроме того, изучали процесс копуляции.

Сперматогенез и гистогенез завершаются на стадии куколки и в течение первых 14 дней жизни имаго в почве. По истечении этого срока в семенниках наблюдаются лишь группы спермиев. Спермии освобождаются в декабре и особенно в январе, и вместе с крупными клетками, возникшими в семенниках, заполняют нижнюю часть семяизвергательного канала. Одновременно наполняются и придаточные железы. Весной, когда самец выходит из почвы, он без дополнительного питания способен к копуляции. Уже в первый день около трети самок, приступающих к дополнительному питанию, бывает оплодотворено, на второй же день оплодотворены практически все самки. Нами изучался ход процесса копуляции. Самец вводит в совокупительную сумку самки копулятивный орган, в расширяющуюся часть которого, занимающую в сумке место будущего сперматофора, впадает семяизвергательный канал. Следовательно, во время образования сперматофора сумка как бы имеет двойную стенку. Если в копулятивной сумке уже имеется сперматофор от предыдущей копуляции, то иногда образуется новый или «запасной» сперматофор, иногда же он не образуется вообще. Следовательно, не каждая копуляция приводит к образованию сперматофора.

Содержимое семенных канальцев и придаточных желез изливается в сумку приблизительно через час после начала копуляции, продолжающейся 3 часа. В течение этого времени сперматофор окружается плотной белковой оболочкой, защищающей спермии от действия секрета копулятивной сумки до момента их перехода в семеприемник. Первые спермии появляются в нем уже через 2 часа после копуляции. В семенных каналах и в придаточных железах самцов содержится большое количество запасного материала для образования сперматофора. Ни один из самцов, погибших естественной смертью, не израсходовал всего запаса. Самки в течение жизни копулируют до трех раз (установлено вскрытием совокупительных сумок по сохранившимся оболочкам сперматофоров), но спермиев, полученных при первой копуляции в начале периода первого дополнительного питания, достаточно для второй и даже для третьей откладки яиц. Поэтому снижение количества самцов при недостаточно эффективных мероприятиях не имеет значения в деле борьбы с майским жуком.

[3] Сходные данные получены Д. М. Федотовым и О. М. Бочаровой по влиянию ДДТ на вредную черепашку (Ред.).

Личинки хрущей

В 1954 и 1955 гг. мы ставили в Северной Чехии, на свекловичном поле, уничтоженном личинками Melolontha melolontha, опыты по применению малых доз ГХЦГ при лущении почвы. Популяция хруща относилась к чешскому биотипу с периодичностью лёта один раз в 4 года (1952, 1956 и т. д.). Личинки, преимущественно 3-го года («предлётный год»), размещались в почве в слое 10—12 *см*, участок был заселен равномерно (8 личинок на 1 $м^2$). Заросший сорняками участок после удаления остатков свеклы был 10 августа 1954 г. обработан 10%-ным ГХЦГ чехословацкого производства (90 *кг/га*) и подвергнут лущению на глубину 10 *см*. Поведение личинок и изменение их численности изучались при взятии проб 1×1 *м* через неделю, через месяц и через 2,5 месяца после обработки.

Собственно лущением было уничтожено 25 ± 2% личинок. При одновременном с лущением почвы применении ГХЦГ личинки остаются в обработанном слое, где сконцентрирован препарат, до ухода вглубь (в октябре). Смертность, вызываемая инсектицидом в осенние месяцы, незначительна, но популяция ослабляется, что проявляется в снижении темпов ухода вглубь. Это подтверждается результатами, полученными год спустя. 60 живых куколок и имаго в девяти пробах на контрольной площади соответствуют численности личинок в предыдущем году (снижение на 20% в пределах нормальной смертности). Это показывает, что в контроле личинки нормально развивались. На обработанном же участке было найдено только два жука.

Для установления влияния инсектицидов на личинок хрущей мы брали почвенные пробы (всегда по 7 проб) размером 1 × 1 *м*, ориентированные по диагонали, на равном расстоянии друг от друга. Результаты опытов показали пригодность предложенной методики (I. Hrdý, J. Hrdá, K. Hůrka, 1956)[4].

Изучение личинок хрущей и мер борьбы с ними, помимо авторов данной статьи, проводили в последнее время также Гурка и Заруба. Работы Гурки (K. Hurka, 1955, 1955a, 1956) посвящены биологии личинок Melolontha hippocastani F., линьке личинок и влиянию половодья на их смертность. Работы Зарубы (C. Zaruba, 1955, 1955a, 1956) посвящены изучению вредности личинок хрущей на участках лесопитомников, определению критического числа личинок и дезинсекции почвы лесопитомников при помощи ГХЦГ. Предложенная Зарубой дезинсекция всей поверхности почвы лесопитомников оказалась рентабельной, отрицательного влияния ГХЦГ на рост сеянцев не наблюдалось.

Изложенные результаты исследований были использованы в «Инструкции по борьбе с хрущами на сельскохозяйственных и лесохозяйственных угодьях» и внедрены в практику сельского и лесного хозяйства Чехословакии.

ЛИТЕРАТУРА[5]

Doskočil J., Janda V., Landa V., Novák K., Skuhravý V., 1952. Hodnoseni účinku leteckého poprašováni proti chroustům pomoci Dynocidu, Sbornik ČAZ, 25

Hrdý I., 1955. Vliv DDT a HCH na samice chrousta Melolontha melolontha L., Věstnik Čs., spol. zool., 19.

Hrdý I., Hrdá J., Hůrka K., 1956. Kvantitativni zjištováni ponrav, škodicich v Zemědělstvi Sbornik ČSAZV, 29.

---

[4] Методика учета личинок хрущей, принятая в СССР, приведена в работах З. С. Головянко (1936), М. С. Гилярова (1941) и др.

[5] В список включены только чехословацкие работы по затронутым вопросам. Советская, французская и немецкая литература в список не включена.

Hůrka K., 1955. Příspěvek k bionomii larev chrousta màdalového (Melolontha hippocastani F.), Zool. entomol. listy, 4.—1955a. Svlékáni larev Melolontha hippocastani F., Univ. Carolina Biologica, 1, No. 2.—1956. Expetimental Untersuchungen zur Überschwemmung der Waldmaikäfer Engerlinge (Melolontha hippocastani F.), Beitr. Entomol., 6, Nr. 1/2—1956a. Experimental Untersuchungen über die Ekologie der Maikäfer Engerlinge, Zschr. angew. Entomol.
Kratochvil J., Landa V., Novák K., Skuhravý V., 1953. Chrousti a boj s nimi Nakl. ČSAV, Praha.
Landa V., 1957. Vývoj a funkce samčich pohlavnich orgánů u chrousta obecného (Melolontha melolontha L.) (in litt.).—1957. Utvářeni spermatoforu a oplozeni u chrousta obecného (Melolontha melolontha L.) (in litt.).
Landa V., Novàk K., Skuhravý V., 1952. Pokusy s pozemnim poprašováním proti chroustům pomoci DDT a HCH, Sbornik ČAZ, 25. — 1952a. Účinky insekticidů DDT, HCH na imaga chroustů v laboratoři, Zool. entomol. listy, 1.—1956. Účinky aerosolů nachroustý, Sbornik ČSAZV, 29.—1956a. Přispěvek k boji proti ponravám chrousta obecného (Melolontha melolontha L.) na zemědělky obdělavaných plochách, Zool. listy, 5.
Landa V., Novák K., Skuhravý V., Hrdý I. 1955. Přispěvek k bionomii imag chrousta obecného (Melolontha melolontha L.), Zool. entomol. listy, 4.
Novák K., Skuhravý V., Hrdý I., Hůrka K., 1953. Pokus o zjišťováni vlivu poprašováni HCH na hmyzi biocenosu lesnich okrajů, Zool. entomol. listy, 2.
Ochrana proti chroustům a ponravám v lesnictvi a zemědélstvi. Čs. státni norma 48 2713. Vydav. úřadu pro normalisaci, Praha, 1955.
Pelikán J., Řezáč M., 1953. Laboratorni zkoušeni ùčinnosti připravků obsahujicich DDT na chrousty, Zool. entomol. listy, 2.
Skuhravý V., Novák K., Hrdý I., Hůrka K., 1953. Boj proti chroustům (Melolontha melolontha L.) leteckým poprašováním hexachlorcyklohexanem v roce 1952, Zool. entomol. listy, 2.
Zaruba C., 1955. Přispěvek ke stanoveni kritického čisla chrousta obecného v lesnich školkách, Práce VÚLH 8.—1955a. Hubeni ponrav desinfekci půdy HCH a vliv HCH na vzrůst saženic a semenáčku, Práce VÚLH 9.

THE RESULTS OF THE STUDY OF THE CONTROL OF COCKCHAFERS IN CZECHOSLOVAKIA

V. LANDA, J. HRDÝ, K. NOVÁK, V. SKUHRAVÝ

Entomological Laboratory of the Czechoslovak Academy of Sciences (Praha)

Summary

In the year 1951 the complex study of cockchafers — especially of the species Melolontha melolontha L.— was started at the Biological Faculty in Prague, later on continued in the Entomological Laboratory of the Czechoslovak Academy of Sciences. The research was based on the results obtained by J. Kratochvíl during his 10 years' long study of the distribution of cockchafers' strains in Czechoslovakia. (Kratochvil, Landa, Novák, Skuhravý, 1953). Further communications were published in various periodicals (see list of literature). The present paper may be regarded as a summary of these works including some new data too.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1958, том XXXVII, вып. 3

О ПРИСПОСОБИТЕЛЬНОМ ЗНАЧЕНИИ ИЗМЕНЧИВОСТИ ВЕСА СЕГОЛЕТКОВ КАРПА[1]

Г. Д. ПОЛЯКОВ
Лаборатория ихтиологии Института морфологии животных Академии наук СССР (Москва)

Обсуждение вопроса о значении разнокачественности или изменчивости животных для популяции и вида в целом занимает в биологической литературе далеко не последнее место. До недавнего времени среди биологов почти безраздельно господствовало представление о том, что в основе разнокачественности состава как популяции или вида, так и потомства одних родителей лежит неопределенная индивидуальная изменчивость организмов, не связанная с условиями их жизни. Значение подобной изменчивости сводится к созданию предпосылок эволюции органического мира путем предоставления естественному отбору возможности сохранять, закреплять и распространять в будущих поколениях полезные признаки и свойства, которые случайно появляются (или усиливаются) у некоторых особей, наряду со столь же случайным появлением (или усилением) у других особей безразличных и даже вредных признаков.

С обоснованной критикой подобного представления о биологическом значении изменчивости недавно выступил Г. В. Никольский (1955).

Г. В. Никольский считает, что биологический смысл изменчивости, являющийся одновременно и индивидуальным и групповым свойством, заключается в том, что она непосредственно служит важным популяционным или видовым приспособлением животных к условиям жизни. Как и любое другое приспособительное свойство, изменчивость живых организмов находится в неразрывной взаимосвязи с условиями среды и в свою очередь меняется (по направленности и амплитуде) адекватно их изменениям. В частности, Г. В. Никольский на нескольких конкретных примерах показывает, что амплитуда изменчивости некоторых признаков рыб увеличивается при усилении разнообразия тех условий жизни популяции, приспособлением к которым и являются данные признаки.

Предположение о непосредственном приспособительном значении изменчивости кажется особенно вероятным именно по отношению к таким признакам, как размеры и вес рыб.

Если бы значение изменчивости размеров и веса рыб сводилось к созданию предпосылок их эволюции посредством естественного отбора, то средние размеры и вес каждой возрастной группы определенного вида рыб должны были бы постепенно, от поколения к поколению изменяться; иначе пришлось бы сделать крайне маловероятный вывод о том, что данные признаки (точнее говоря, их колебания в пределах наблюдаемой изменчивости) совершенно безразличны для вида или популяции. Между тем, Г. В. Никольским показано, что типичные средние и крайние размеры одновозрастных представителей многих видов рыб, оставаясь практически

[1] Статья печатается в дискуссионном порядке.

неизменными сотни тысяч и миллионы лет, могут быть отнесены к числу относительно стабильных видовых признаков, совокупность которых и дает право говорить о виде как об определенном единстве организмов, реально существующем в пространстве и во времени.

С другой стороны, неоднократно было показано, что существует тесная связь между размерами рыб на разных этапах развития и размерами их обычных пищевых организмов. Далее, многие рыбы по мере роста и развития переходят от питания планктоном к питанию бентосом. В частности, зоопланктон является основной пищей мелких сеголетков карпа в первой части лета, а бентос — основной пищей подросших сеголетков во второй. Правда, при резком обеднении донной пищевой фауны планктон может оставаться главным объектом питания сеголетков вплоть до самого конца вегетационного периода, но такое положение никак не может считаться нормальным. По-видимому, для карпов, размеры и вес которых превышают определенные пределы, потребление планктона в качестве основной пищи связано со столь значительными затратами энергии, что на покрытие их расходуются все или почти все поступающие в организм питательные вещества. Использование же пищи на рост резко снижается или даже совсем прекращается; следовательно, питание становится малоэффективным или вовсе не эффективным.

Изложенные выше факты заставляют признать, что если в каком-нибудь пруду содержится определенное (и при том значительное) количество сеголетков карпа, то условия питания будут наихудшими при одинаковых размерах всех рыб и наилучшими при максимальном разнообразии размеров (или весов), так как только в последнем случае кормовые ресурсы пруда (планктон и бентос, крупные и мелкие формы) будут использованы наиболее полно и эффективно.

Но если изменчивость веса сеголетков карпа действительно является их групповым (популяционным) приспособлением, направленным на наилучшее использование пищевых ресурсов водоема, то амплитуда этой изменчивости должна возрастать не только с усилением разнообразия условий, но и с общим односторонне действующим на все стадо рыб, ухудшением условий питания.

Усиление разнообразия пищевого спектра популяции явится в этом случае не причиной, а следствием приспособительного увеличения амплитуды изменчивости веса рыб.

Выявление взаимосвязи изменчивости веса с условиями питания сеголетков карпа и является основной задачей данного исследования.

Для выполнения этой задачи были подвергнуты необходимой статистической обработке и проанализированы результаты выращивания многих тысяч сеголетков карпа из десятков прудов Загорской опытной базы ВНИПРХ и нескольких вырастных прудов промышленных рыбхозов «Пара» Рязанской области и «Ворша» Владимирской области в период с 1945 по 1955 г.

Для вычисления коэффициента изменчивости веса рыб автор, помимо материала, собранного им самим, использовал результаты измерений и взвешиваний почти 2 тыс. сеголетков карпа из 17 прудов, предоставленных в его распоряжение (специально для указанной цели) Р. И. Мухиной. Автор пользуется случаем, чтобы принести Р. И. Мухиной свою глубокую благодарность.

Одновременно автор выражает признательность К. А. Головинской за очень интересные сведения об изменчивости веса сеголетков карпа, выращенных ею в 1954 и 1955 гг. в особо благоприятных условиях и достигших за одно лето товарного веса (эти сведения приводятся с ссылкой на автора в табл. 4 и анализируются в тексте). Автор благодарит также дирекцию ВНИПРХ за разрешение пользоваться некоторыми дополнительными материалами о результатах выращивания сеголетков карпа в прудах опытных баз института.

Задачи исследования диктовали необходимость выбора объективных способов сравнительной оценки: с одной стороны, степени изменчивости веса, с другой стороны,— условий питания сеголетков карпа в разных прудах.

В качестве основного критерия степени изменчивости веса был использован коэффициент вариации (V), всюду выраженный в процентах среднего веса. Там, где необходимо, приводятся и найденные значения среднего квадратического отклонения (σ). В подавляющем большинстве случаев статистической обработке подвергались результаты измерений и взвешиваний не менее 100 рыб из каждого пруда. Пробы брались без выбора.

Сложнее оказался вопрос о способе сравнительной оценки условий питания, т. е. степени соответствия количества и качества доступной рыбе пищи ее потребностям, наиболее полное удовлетворение которых обеспечивает оптимальные темпы развития и роста рыб.

От оценки условий питания по количеству и качеству доступной рыбе пищи (в виде живых организмов или же искусственного корма) автор должен был отказаться из-за неполноты имевшихся в его распоряжении гидробиологических и рыбоводных данных. Впрочем, такие данные, т. е. результаты определений остаточной биомассы пищевых организмов или сведения о количестве израсходованных кормов, сами по себе вообще недостаточны для суждения об условиях питания рыбы. В лучшем случае они могут дать приближенное представление лишь об одной стороне условий питания, другой стороной которых будут потребности рыбы, постоянно меняющиеся в сложной взаимосвязи с изменениями условий жизни и состояния организма.

Перечисленные обстоятельства вынудили автора прибегнуть к косвенной оценке условий питания, основанной на анализе биологических показателей выращенной рыбы: ее среднего веса, упитанности, абсолютной и относительной калорийности тела.

Использование для поставленной цели, в частности, данных о среднем весе сеголетков карпа оправдывается тем, что главным фактором, определяющим скорость роста рыб (а следовательно, их размер и вес в том или ином возрасте), являются именно условия питания. Но скорость роста рыб связана еще и с многими другими факторами. Поэтому средний вес сеголетков карпа может быть использован в качестве самостоятельного критерия условий питания лишь с рядом оговорок, например, при следующих определенных данных: 1) при одновременном выращивании сеголетков карпа в однотипных, близких по рыбопродуктивности выростных прудах, существенно отличающихся друг от друга только нормами посадки мальков на единицу площади; в свою очередь, мальки, используемые для посадки в эти выростные пруды, должны быть получены от одних производителей и выращены в одном нерестовом пруду; очевидно, подобные требования могут быть в какой-то степени выполнены лишь в условиях опыта, при хорошо организованном контроле за выращиванием рыбы; 2) при сравнении результатов выращивания сеголетков карпа не в двух-трех отдельно взятых, а во многих прудах, когда есть возможность сгруппировать полученные данные таким образом, чтобы все прочие условия (кроме условий питания) были в известной мере уравнены; 3) при очень значительной разнице средних весов сеголетков карпа, выращенных в разных прудах. Если, например, сеголетки в одном пруду достигли к осени среднего веса больше 30 *г*, а в другом — меньше 10 *г*, то по крайней мере одной из основных причин столь существенной разницы непременно будут различия условий питания в этих прудах. Понятно, что речь идет об обычных выростных прудах, расположенных в одной климатической зоне; ни в одном из них не должны наблюдаться такие явно ненормальные (к счастью, легко обнаруживаемые) явления, как массовые заболевания рыб, продолжительный тяжелый дефицит растворенного в воде кислорода и т. п.

Важно подчеркнуть, что если средний вес сеголетков карпа, выращенных в каком-либо пруду, превышает 30 *г*, то условия питания в этом пруду можно достаточно уверенно охарактеризовать как вполне удовлетворительные или хорошие не только по сравнению с прудами, в которых средний вес сеголетков оказался значительно меньше, но и безотносительно к такому сравнению. Автор неоднократно имел возможность убедиться в том, что заметное ухудшение биологических показателей, сопровождаемое существенным снижением жизнестойкости сеголетков карпа, наблюдается, как правило, лишь тогда, когда их средний вес не достигает 20—30 *г*. Напротив, биологические показатели сеголетков, средний вес которых превышает 30 *г*, характеризуют их, за редким исключением, как биологически полноценную, вполне жизнестойкую, в частности, зимостойкую рыбу. Ясно, что и условия питания, обеспечивающие выращивание таких сеголетков, нельзя оценивать иначе как вполне удолстворительные или даже хорошие.

Лишним косвенным подтверждением сделанного вывода является тот факт, что по официально утвержденным производственным нормативам, сеголетки весом больше 20 *г* считаются стандартными, а меньше 20 *г* — нестандартными. Этот весовой стандарт теперь пересматривается и, вероятно, будет повышен до 25—30 *г*, т. е. как раз до указанной выше границы.

Изменения живого веса не всегда достаточно точно отображают изменения общего количества накопленных в теле рыбы питательных веществ и заключенной в них энергии, что объясняется непостоянством относительного содержания главной (по количеству) составной части тела — воды. Поэтому выводы об условиях питания сеголетков карпа будут во всех случаях гораздо точнее, если их обосновывать данными не о среднем живом весе, а о среднем сухом весе, а еще лучше — о средней абсолютной (т. е. рассчитанной на целую рыбу) калорийности тела. Насколько этот последний показатель надежнее, чем живой вес рыбы, можно видеть на следующем примере.

В 1946 г. в пруду № 4 Загорского опытного рыбхоза были выращены сеголетки карпа со средним весом 23,7 *г*, а в 1953 г. в пруду № 9 — со средним весом 23,5 *г*, т. е. на 0,2 *г* или на 1% меньше. Если принять во внимание лишь эти данные, то может создаться впечатление, будто условия питания в обоих прудах были примерно одинаковыми. Но сеголетки из пруда № 4 были явно неполноценными; в их организме содержалось ненормально много воды и совсем мало жира. Напротив, сеголетки из пруда № 9 отличались повышенной жирностью и упитанностью. Расчеты показывают, что средняя калорийность сеголетков карпа из пруда № 4 была равна только 13,8 *ккал*, а сеголетков из пруда № 9 — 24,8 *ккал* на одну рыбу, т. е. на 11,0 *ккал* (или на 80%) больше. Ясно, что сеголетки из пруда № 4 смогли использовать на рост в среднем гораздо меньше питательных веществ, чем сеголетки из пруда № 9 и что, следовательно, условия питания у первых были значительно хуже, чем у последних. В отношении названных конкретных прудов этот вывод подтверждается многими другими данными, в частности, результатами наблюдений за динамикой кормовой базы и сведениями о содержимом кишечников рыб.

Учитывая сказанное, автор во всех случаях, когда в его распоряжении были необходимые данные, использовал для оценки средних условий питания именно среднюю калорийность, а не средний вес сеголетков карпа. Так как прямого определения калорийности не производилось, она рассчитывалась по химическому составу тела рыбы. При вычислениях было принято, что калорийность 1 *г* белка равна 4,3 *ккал* («физиологическая калорийность» этого вещества), а 1 *г* жира — 9,5 *ккал*. Абсолютная калорийность всюду выражена в *ккал* на одну рыбу.

Для того чтобы сделать оценку условий питания более точной, а

главное более дифференцированной, пришлось учитывать не только средний вес, или абсолютную калорийность, но и такие биологические показатели выращенных в разных прудах сеголетков карпа, как их упитанность, содержание в теле белка, жира и других веществ.

Упитанность сеголетков карпа обычно характеризуется так называемым коэффициентом упитанности, который вычисляется делением увеличенного в 100 раз веса рыбы (в граммах) на кубическую степень «малой», т. е. измеренной до конца чешуйного покрова, длины тела (в сантиметрах). Этим показателем пользовался и автор статьи.

Что же касается данных о химическом составе тела рыбы, то автор предпочел использовать вместо них один обобщенный показатель — относительную, т. е. рассчитанную на единицу веса, калорийность, величина которой как раз и определяется содержанием в теле рыбы главного структурного вещества — белка и основного резервного вещества — жира. Относительная калорийность всюду выражена в *ккал* на 1 *г* живого веса.

По данным о средних весах и средних значениях других биологических показателей выращенной рыбы, все стада сеголетков карпа из разных прудов были условно подразделены на три основные группы.

Прежде всего были выделены в особую группу (I) сеголетки карпа из тех прудов, в которых они достигли к осени среднего веса более 30 *г* (от 31 до 275 *г*). Их средние коэффициенты упитанности колебались в пределах от 2,9 до 3,5, составляя в среднем 3,12 и опускаясь ниже 3,0 лишь в двух случаях из 16. Сюда попали преимущественно сеголетки карпа, данные об изменчивости веса которых были сообщены автору К. А. Головинской. Сведения о химическом составе этой рыбы, к сожалению, неизвестны. Тем не менее, по соображениям, подробно изложенным выше, условия питания сеголетков карпа, отнесенных к I группе, могут быть уверенно охарактеризованы, как хорошие.

Сеголетки карпа из всех остальных прудов, средние веса которых колебались в пределах от 10,4 до 29,8 *г*, были в свою очередь разделены на две группы. К одной из них (группа II) были отнесены сеголетки, основные биологические показатели которых оказались сравнительно хорошими (выше средних), а именно: средние коэффициенты упитанности — от 3,0 до 3,3 (в среднем 3,14); средние значения относительной калорийности тела — от 1,0 до 1,2 (в среднем 1,07) *ккал* на 1 *г*; среднее содержание жира, как правило, больше 4—5% (на сырой вес). Средняя абсолютная калорийность этих сеголетков колебалась в пределах от 17,7 до 33,8 *ккал* на одну рыбу, составляя в среднем 26,5 *ккал* и опускаясь ниже 20 *ккал* лишь в одном случае из 16. Их средний вес обычно превышал 21 *г*.

Наконец, к последней группе (III) были отнесены сеголетки, биологические показатели которых оказались относительно плохими (ниже средних), а именно: средний коэффициент упитанности — от 2,5 до 2,75 (в среднем 2,63); среднее значение относительной калорийности тела от 0,6 до 1,0 (в среднем 0,80 *ккал*) на 1 *г*; среднее содержание жира, как правило, меньше 3—4% (на сырой вес). Средняя абсолютная калорийтость тела сеголетков карпа из III группы колебалась в пределах от 10,4 до 26,7 *ккал* на одну рыбу, составляя в среднем 16,5 *ккал* и поднимаясь выше 20 *ккал* лишь в двух случаях из 13. Их средний вес обычно был ниже 21 *г*.

Результаты многих научных работ и обширной производственной деятельности в области прудового рыбоводства позволяют утверждать, что показатели сеголетков карпа, отнесенных ко II группе, типичны для биологически полноценной, в основном, зимостойкой рыбы. Напротив, показатели сеголетков карпа, отнесенных к III группе, уже приближаются (а в отдельных случаях даже совпадают) к показателям биологически неполноценной рыбы; зимостойкость сеголетков из этой группы нередко оказывается сниженной.

Приведенные выше факты свидетельствуют о том, что в течение всего, или по крайней мере значительной части, вегетационного периода условия питания сеголетков карпа из II группы были вполне удовлетворительными, а из III группы — недостаточно удовлетворительными.

Для еще большей дифференциации условий питания сеголетки карпа из разных прудов были распределены внутри каждой группы между несколькими классами по среднему весу (в группе I) или по средней абсолютной калорийности (в группах II и III). В группе I границы классов были установлены через каждые 10 *г*, в одном случае через 20 *г* и еще в одном случае — через 60 *г*, причем многие классы были вообще пропущены из-за отсутствия соответствующих данных. Во II и III группах границы классов были установлены через каждые 5 *ккал*, причем самый последний класс был подразделен еще на две части (через 3 и 2 *ккал*).

Автор полагал, что поскольку в каждой группе объединены сеголетки карпа с более или менее сходными биологическими показателями, постольку их распределение по классам в порядке постепенного уменьшения среднего веса или средней абсолютной калорийности является в то же время и распределением в порядке постепенного ухудшения условий питания рыбы.

В табл. 1 сведены данные о средних весах, средних значениях абсолютной калорийности тела, крайних и средних значениях среднего квадратического отклонения и коэффициента вариации веса сеголетков карпа из 45 прудов, распределенных по трем группам и 14 классам в зависимости от условий питания рыбы в период выращивания, причем критерием условий питания служат средние биологические показатели сеголетков, выращенных в разных прудах. Все эти данные получены в результате статистической обработки результатов индивидуальных измерений и взвешиваний, а также групповых химических анализов 7759 рыб.

Приведенные в табл. 1 данные позволяют сделать ряд важных выводов. Прежде всего, они не оставляют никакого сомнения в существовании тесной взаимосвязи между изменчивостью веса, характеризуемой коэффициентом вариации, и условиями питания рыбы, характеризуемыми средними биологическими показателями сеголетков карпа из разных прудов.

При ухудшении условий питания от очень хороших, обеспечивающих выращивание исключительно крупных сеголетков карпа товарного веса (200 *г* и больше), до вполне удовлетворительных, обеспечивающих выращивание в основном стандартных по весу (больше 20 *г*), хорошо упитанных сеголетков с высокой калорийностью тела, изменчивость веса рыбы постепенно усиливается, но, в общем, лишь ненамного. Это усиление идет неравномерно и выявляется с достаточной четкостью только при сравнении средних данных по группам прудов со сходными условиями питания. Сравнение же данных по отдельным, случайно взятым прудам, может дать сбивчивые результаты, если только это не крайние варианты рассматриваемого ряда. Так, например, изменчивость веса, характеризуемая коэффициентом вариации 23—24%, может наблюдаться в тех прудах, в которых средний вес сеголетков карпа доходит уже почти до 150 *г*, а изменчивость, характеризуемая коэффициентом вариации 17—19%, — в тех прудах, где их средний вес еще не составляет и 30 *г*.

Зато при дальнейшем ухудшении условий питания рыбы от вполне удовлетворительных до недостаточно удовлетворительных, обеспечивающих выращивание лишь сравнительно мелких по весу (обычно меньше 25 *г*), малоупитанных сеголетков карпа с небольшой абсолютной калорийностью (как правило, меньше 20 *ккал* на одну рыбу) и с невысокой относительной калорийностью тела, изменчивость веса начинает усиливаться очень быстро и резко. В этих случаях усиление изменчивости при ухудшении условий питания часто удается обнаружить, даже не производя специальную статистическую обработку данных, простым сопоставлением

Таблица 1

Изменчивость веса сеголетков карпа из прудов с разными условиями питания

Группа	Класс: №	Класс: границы средн. величин*	Общие средние: абс. калорийность в *ккал* на 1 рыбу	Общие средние: вес в *г*	± σ в *г*: мин.	± σ в *г*: макс.	± σ в *г*: средн.	V в % средн. веса: мин.	V в % средн. веса: макс.	V в % средн. веса: средн.	Число прудов	Число рыб
I	1	220—280	—	252	37,5	39,4	39,0	14,2	17,3	15,5	3	280
	2	180—190	—	182	24,0	37,9	31,0	13,0	21,1	17,0	2	290
	3	130—150	—	142	24,4	34,4	29,3	18,0	23,2	20,6	2	103
	4	80—90	—	86,5	17,5	18,8	18,2	20,4	21,6	21,0	2	195
	5	30—40(41)	—	36,9	6,16	9,14	7,75	16,5	25,0	21,0	7	3800
Всего		30—280	—	—	6,16	39,4	—	13,0	25,0	19,4	16	4668
II	1	30—35	31,9	28,3	4,69	6,88	5,94	17,6	25,0	21,0	5	500
	2	25—30	28,1	27,0	5,57	6,02	5,72	20,2	22,8	21,2	4	403
	3	20—25	22,4	21,5	4,26	4,77	4,60	18,8	24,0	21,4	6	598
	4	15—20	17,7	16,2	3,90		3,90	24,1		24,1	1	102
Всего		15—35	26,5	24,7	3,90	6,88	5,28	17,6	25,0	21,4	16	1603
III	1	25—30	26,7	27,2	8,94		8,94	32,8		32,8	1	113
	2	20—25	22,0	24,7	8,56		8,56	34,6		34,6	1	152
	3	15—20	17,9	20,9	5,93	9,45	7,50	32,8	38,4	35,9	5	557
		10—15										
	4а	12—15	13,6	20,4	7,54	11,58	9,22	39,0	63,3	45,2	4	414
	4б	10—12	11,1	14,2	7,42	8,21	7,91	47,4	64,0	55,7	2	252
Всего		10—30	16,5	20,5	5,93	11,58	8,51	32,8	64,0	41,5	13	616
Итого	14	—	—	—	3,90	39,4	—	13,0	64,0	—	45	7759

* В группе I — по среднему весу в граммах, в группах II и III — по средней калорийности одной рыбы в *ккал.*

крайних весов сеголетков карпа из разных прудов. На основании подобного сопоставления автор попытался, в частности, сравнить изменчивость веса

Таблица 2

Взаимосвязь изменчивости веса с условиями питания у сеголетков карпа

Группа прудов	Средн. вес рыбы в *г*: в отдельных прудах	Средн. вес рыбы в *г*: в группе прудов	Отношение макс. веса к мин. весу: в отдельных прудах каждой группы	Отношение макс. веса к мин. весу: в среднем в каждой группе	Средн. разность макс. и мин. весов в *г*	Число прудов в каждой группе	Число рыб
1	10—15	11,0	4,4—6,7	5,65	23,5	4	400
2	15—20	17,4	2,9—6,7	4,8	29,4	7	700
3	20—30	25,0	2,9—4,0	3,6	32,1	3	300

сеголетков карпа, выращенных в разных прудах Загорского опытного рыбхоза ВНИПРХ в 1952 г. (коэффициент вариации в этом случае не мог быть вычислен из-за неполноты исходных данных). Результаты такого сравнения приведены в табл. 2.

В данном случае пруды различались между собой в основном лишь по нормам посадки мальков на единицу площади. Поэтому произведенная в табл. 2 группировка прудов по среднему весу сеголетков карпа одновременно может рассматриваться и как группировка этих прудов по условиям питания в них рыбы.

Снижение среднего веса сеголетков карпа при особенно резком ухудшении условий питания может оказаться связанным со столь существенным усилением изменчивости веса рыбы, что повысится не только коэффициент вариации, но и среднее квадратическое отклонение, т. е. не только относительная, но и абсолютная характеристика изменчивости. Так,

Таблица 3

Сравнение изменчивости веса сеголетков карпа, выращенных при «нормальной» и уплотненной посадках

Год*	Плотность посадки (в единицах „нормальной")	Общий средн. вес в *г*	Общий средн. коэффициент упитанности	Средн. коэффициент вариации в %	Число прудов	
		Нормальная посадка без кормления				
1955	1	30,0	3,0	17,6	2	200
1954	1,3	39,9	2,9	18,3	1	435
		Уплотненная посадка с кормлением				
1955	3	33,9	3,0	22,8	2	200
1954	3,5—7	38,3	3,1	22,2	3	3075

* 1955 г.— по материалам Р. И. Мухиной, 1954 г.— по данным К. А. Головинской.

например, при уменьшении среднего веса сеголетков карпа от 36,9 *г* (табл. 1, группа I, класс 5) до 20,4 *г* (группа III, класс 4а) коэффициент вариации возрастает от 21,0 до 45,2%, а среднее квадратическое отклонение— от 7,75 до 9,22 *г*.

При выращивании сеголетков карпа обычно практикуют кормление их искусственными кормами, что дает возможность увеличить в 2—3 раза и больше плотность посадки мальков на единицу площади по сравнению с так называемой «нормальной» посадкой, рассчитанной на прирост рыбы исключительно за счет естественных кормовых ресурсов пруда. Как показывают данные табл. 3, это мероприятие, проведенное в Загорском опытном рыбхозе, сопровождается известным усилением изменчивости веса рыбы даже в тех случаях, когда в прудах с искусственным кормлением выращивают биологически полноценных и жизнестойких (судя по весу и всем другим показателям) сеголетков карпа, существенно не отличающихся от сеголетков, выращенных за счет одного естественного корма.

Этот факт может иметь по крайней мере два объяснения. Во-первых, в прудах с уплотненными посадками на долю каждого сеголетка приходится уменьшенное количество естественной пищи, которая при современном состоянии рыбоводных знаний и опыта в области кормления рыб остается обязательной и наиболее ценной частью любого их рациона. Во-вторых, мальки карпа не сразу начинают потреблять и эффективно использовать искусственный корм. Поэтому вскоре после посадки мальков по увеличенной норме в прудах с кормлением временно складываются довольно неблагоприятные условия питания рыб, что задерживает их рост и, вероятно, усиливает изменчивость веса. Последствия этого временного усиления изменчивости могут ощущаться вплоть до осени.

Для проверки последнего предположения следовало бы проследить за изменчивостью веса сеголетков карпа в течение всего вегетационного периода, начиная с момента выклева мальков. К сожалению, такого рода исследование, интересное и в других отношениях, оказалось практически не осуществимым из-за отсутствия надежных исходных данных для вычисления коэффициента вариации веса рыб в разные сроки выращивания.

Таблица 4

Взаимосвязь изменчивости веса с основными условиями и результатами выращивания сеголетков карпа (1947 г.)

Основные условия и результаты выращивания рыбы	Дата зарыбления	Даты контрольных обловов						Дата осеннего облова
	14. VII	30. VII	14. VIII	30. VIII	10. IX	15—20. IX	30. IX	13. X
Остаточная биомасса основных пищевых организмов в прудах:								
личинки хирономид и олигохеты (в г на 1 $м^2$)	7,2	12,7	2,9	2,0	—	3,0	4,2	—
ветвистоусые рачки (экз. на 1 $м^2$)	1409	6838	4926	2982	—	1096	1158	—
Содержимое кишечников рыб:								
среднее число ветвистоусых рачков в 1 пробе	203		616*			511		
средний вес в г	1,2	5,9	13,3	15,4	16,1	16,8	17,65	18,8
Основные биологические показатели рыб:								
средний ежесуточный прирост 1 рыбы за 1 сутки в г	—	0,29	0,49	0,13	0,06	0,07	0,09	0,03
средний коэффициент упитанности	2,4	3,3	3,0	2,7	2,7	2,8	2,7	2,75
Изменчивость веса рыб: отношение максимального веса к минимальному	10,1	4,2	3,9	6,3	5,7	6,0	—	8,3

* 30.VIII в кишечниках крупных рыб обнаружено в среднем 507, а мелких — 970 ветвистоусых рачков на одну пробу.

Все же в одном случае автор попытался сравнить изменчивость веса у сеголетков карпа разного возраста на основании сопоставления их крайних (максимального и минимального) весов. Соответствующие средние данные по шести прудам, сопоставленные с основными условиями и результатами выращивания рыбы, приведены в табл. 4.

Судя по соотношению крайних весов, особенно значительной была изменчивость веса у мальков в момент зарыбления опытных прудов. Это не удивительно, так как мальки были получены из нерестового пруда, в котором они содержались ненормально долго, сильно голодали и крайне истощились. Хорошие условия питания в первый период содержания мальков в опытных прудах свели изменчивость веса к минимуму. Но в связи с последующим обеднением донной пищевой фауны, а затем и планктона, изменчивость веса снова усилилась и держалась на относительно высоком уровне вплоть до осеннего облова прудов. Все это хорошо согласуется с динамикой остаточной биомассы пищевых организмов и ходом изменения основных биологических показателей рыбы. С периодом усиления изменчивости веса совпало значительное увеличение числа планктонных организмов в кишечниках рыб, особенно мелких.

В заключение статьи можно сформулировать несколько общих выводов дополнительно к выводам более частного характера, сделанным при рассмотрении фактических данных.

Степень изменчивости веса рыб неразрывно связана с условиями жизни и состоянием популяции и поэтому может быть использована для их характеристики. В частности, степень изменчивости веса может служить хорошей характеристикой, с одной стороны, условий выращивания, с дру-

гой стороны, — состояния стада сеголетков карпа. Общая амплитуда изменчивости одновозрастных рыб определенного вида является одним из видовых признаков, так же как их средний (или типичный) вес. Ихтиологи обычно учитывают это, когда в числе прочих сведений о виде сообщают данные о границах колебаний веса рыб из той или иной возрастной группы.

Наконец, что особенно важно подчеркнуть, изменчивость веса имеет для рыб приспособительное значение, так как усиление изменчивости при резком ухудшении условий питания способствует лучшему использованию пищевых ресурсов пруда.

В период интенсивного роста рыб в природных условиях обычно возникает противоречие между потенциальными пищевыми потребностями рыб, определяемыми их размерами, физиологическим состоянием, температурой воды, а также многими другими факторами, и возможностью удовлетворения этих потребностей, ограниченной количеством и качеством доступной рыбе пищи. Важнейшим приспособительным свойством рыб, обеспечивающим преодоление такого противоречия, является их способность в широких пределах изменять скорость роста в зависимости от количества пищи.

При уменьшении количества доступной пищи названное приспособительное свойство обеспечивает поддержание высокой численности популяции за счет соответствующего уменьшения среднего веса рыб по крайней мере до уровня, ниже которого одновременно с уменьшением среднего веса начинают существенно ухудшаться и другие биологические показатели рыб, характеризующие их жизнестойкость.

В частности, у сеголетков карпа такое ухудшение биологических показателей и снижение жизнестойкости (зимостойкости) наблюдается, как уже было сказано, чаще всего лишь при уменьшении среднего веса ниже 20—30 *г*. До этой границы изменчивость веса рыбы усиливается очень медленно и ненамного. Между прочим, названные факты показывают полную необоснованность утверждения, что условия выращивания сеголетков карпа, не достигших максимально возможного (для данной климатической зоны) веса, обязательно должны считаться в большей или меньшей степени «угнетающими». При таком утверждении не учитывают значения приспособительных свойств рыбы, обеспечивающих ей достаточно широкий спектр нормальных условий.

Начиная с той границы, ниже которой одновременно с уменьшением среднего веса сильно ухудшаются другие биологические показатели и снижается жизнестойкость сеголетков карпа, резко усиливается изменчивость их веса. Приспособительное значение этого усиления изменчивости не может вызывать никакого сомнения, несмотря на то, что оно не обеспечивает восстановления до прежнего уровня биологических показателей и жизнестойкости сеголетков карпа.

Очевидно, без усиления изменчивости веса жизнестойкость рыбы неизбежно снизилась бы еще больше, так как пищевые ресурсы пруда использовались бы менее полно, а главное — менее эффективно (из-за большего несоответствия размеров значительной части пищевых организмов размерам рыб).

Косвенным подтверждением этого вывода является известный рыбоводам факт заметного повышения рыбопродуктивности пруда (т. е. суммарного прироста рыбы за счет единицы площади) при увеличении в два-три раза и больше плотности посадки мальков против «нормальной» посадки, но без применения кормления рыбы. Конечно, одновременно уменьшается и средний вес выращенных в таком «перенаселенном» пруду сеголетков.

Наконец, прямое подтверждение приспособительного значения изменчивости веса рыбы дает сопоставление некоторых биологических показателей крупных и мелких сеголетков.

Если в одной группе прудов выращены сравнительно мелкие, а в другой — крупные сеголетки, то первые, как правило, оказываются хуже по-

следних по всем биологическим показателям, в частности, по относительной калорийности тела. Точно так же различаются между собой мелкие и крупные сеголетки карпа из одного и того же пруда, когда условия питания в этом пруду хорошие, а коэффициент изменчивости веса выращенной в нем рыбы невысок. Но когда условия питания в пруду плохие, а изменчивость веса выращенной в нем рыбы резко усилена, мелкие сеголетки карпа часто оказываются даже несколько полноценнее крупных по относительной калорийности тела и многим другим биологическим показателям. Об этом свидетельствуют данные, приведенные в табл. 5.

Таблица 5

Относительная калорийность мелких и крупных сеголетков карпа, выращенных в одних и тех же прудах

Год	Местонахождение	Условия питания	Средн. вес в г	v в % средн. веса	Средн. калорийность сеголетков в ккал на 1 г: мелких	Средн. калорийность сеголетков в ккал на 1 г: крупных	Калорийность 1 г мелких в % от калорийности 1 г крупных	Число прудов	Число рыб
1953	Загорск	Вполне удовлетворительные	20—30	21,0	0,98	1,16	84	12	1200
1947	Загорск	Недостаточно удовлетворительные	15—20	38,6	0,80	0,77	104	6	602
1953	Рыбхоз „Пара"	„	10—20	55,4	0,84	0,80	105	3	400

Резкое усиление изменчивости веса рыбы в исследованных прудах с плохими условиями питания способствовало тому, что сеголетки карпа из разных размерно-весовых групп потребляли в пищу более подходящие им по характеру и размеру пищевые организмы. Это предотвратило ухудшение биологических показателей мелких рыб по сравнению с показателями крупных; последнее обстоятельство в свою очередь неизбежно должно было затормозить общее снижение средних показателей и жизнестойкости во всем стаде сеголетков карпа.

В заключение необходимо подчеркнуть, что автор статьи пока не пытался вскрыть конкретный механизм взаимосвязи изменчивости веса с условиями питания сеголетков карпа. Это большой и сложный вопрос, который, очевидно, потребует специального исследования. Но тот факт, что подобная взаимосвязь действительно существует и что изменчивость веса имеет для сеголетков карпа важное приспособительное значение, можно считать, как это кажется автору, доказанным большим фактическим материалом, рассмотренным выше.

Существование закономерной взаимосвязи изменчивости веса с условиями питания сеголетков карпа противоречит представлению о неопределенной индивидуальной изменчивости, поскольку, согласно такому представлению, уклонения от нормы признаков и свойств живых организмов являются случайными (по причинам возникновения, характеру, величине) и не могут быть связанными с условиями жизни популяции.

ЛИТЕРАТУРА

Никольский Г. В., 1955. Об изменчивости организмов, Зоол. журн., т. XXXIV, вып. 4.

Поляков Г. Д., 1958. Взаимосвязь линейного роста, увеличения веса, накопления веществ и энергии в теле сеголетков карпа, выращиваемых в разных условиях, Тр. Всесоюзн. совещ. по биол. основам рыбн. хоз-ва, Изд. Томск. ун-та.

ON THE ADAPTIVE IMPORTANCE OF WEIGHT VARIABILITY OF THE ONE-YEAR OLD CARP

G. D. POLYAKOV

Laboratory of Ichthyology, Institute of Animal Morphology, Academy of Sciences of the USSR (Moscow)

Summary

On the basis of the analysis of weight variability in one-year old carp the author finds out the interconnection between the weight variability and feeding conditions of one-year old carp and clarifies the adaptive importance of the increase of weight variability under deteriorated feeding conditions which contribute to a better use of feed resources of a body of water by one-year old carp population.

The degree of the weight variability may serve as a characteristics of the breeding conditions and of the state of the shoal of one-year old carp.

The author shows that the existence of a regular interconnection between the weight variability and feeding conditions of one-year old carp contradicts the idea of the indefinite individual variability.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1958, том XXXVII, вып. 3

МОРФОЛОГИЯ ПОЗВОНОЧНИКА ХВОСТАТЫХ АМФИБИЙ

III. ПОПЕРЕЧНЫЕ ОТРОСТКИ И РЕБРА

АКАД. И. И. ШМАЛЬГАУЗЕН
Эмбриологическая лаборатория Зоологического института Академии наук СССР (Москва)

Хвостатые амфибии занимают как будто изолированное положение среди наземных позвоночных не только по происхождению тел позвонков, но и в особенности по строению поперечных отростков и положению ребер. Поперечные отростки хвостатых амфибий имеют двойственную структуру, и это заставляло видеть в них результат срастания диапофизов и парапофизов. С другой стороны, в отличие от последних, они располагаются дорсально от позвоночной артерии и, следовательно, вряд ли могут рассматриваться как результат простого перемещения парапофизов с тел позвонков на верхние дуги. Своеобразие положения, а также и развития поперечных отростков заставляло ввести даже особое обозначение «носителей ребер» («Rippenträger»— E. Göppert, 1896). Гёпперт видел в них все же результат дорсального разрастания парапофизов.

По согласным описаниям новейших исследователей, поперечные отростки хвостатых амфибий, как и сами ребра, развиваются независимо от дуг за счет материала миосепт (D. Gamble, 1922; Емельянов, 1925; H. Mookerjee,1930). Однако из этого не были сделаны определенные выводы. Некоторые авторы полагают, что они гомологичны диапофизам (H. Mookerjee, 1930), другие сравнивают их с нижними ребрами (Емельянов, 1938) или считают продуктом отчленения от верхних ребер (A. Remane, 1936). Точно так же не может считаться разрешенным и вопрос о происхождении ребер хвостатых амфибий. После работ Гёпперта было общепринято, что ребра всех наземных позвоночных гомологичны верхним ребрам рыб. С. В. Емельянов рассматривает ребра амниот как нижние ребра, которые переместились в глубь брюшной мускулатуры. Однако ребра хвостатых амфибий, по его мнению, не гомологичны ребрам амниот, а являются в действительности верхними ребрами. Между тем палеонтологические данные не содержат каких-либо указаний на существование ребер двух типов у древнейших наземных позвоночных, хотя ребра лепоспондильных амфибий в некоторых отношениях весьма своеобразны.

Развитие поперечных отростков позвонков

Вслед за закладкой хрящевых верхних дуг у эмбрионов хвостатых амфибий образуется сгущение скелетогенной мезенхимы в проксимальной области поперечной миосепты, начиная от брюшной полости и до верхней половины верхней дуги. Нижняя часть этого сгущения лежит по бокам хорды и продолжается в небольшие выступы над брюшной полостью (Емельянов, 1925). Они представляют, очевидно, рудиментарные закладки нижних дуг, которые быстро распадаются. Верхняя часть мезенхимного сгущения прилежит вплотную к верхней дуге и сильно уплотняется в своей нижней части. Отсюда образуется выступ, идущий вниз латерально

от позвоночной артерии. В передней части туловища этот выступ огибает иногда позвоночную артерию снизу и доходит до хорды. От того же мезенхимного сгущения в латеральном направлении проникает в глубь миосепты полоска уплотненной мезенхимы, представляющая зачаток ребра.

Мезенхимное сгущение, прилежащее к верхней дуге, быстро дифференцируется и образует довольно большую плотную массу прохондральной ткани, которая в области первых позвонков может доходить до хорды

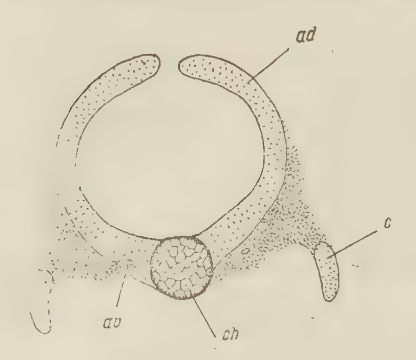


Рис. 1. Второй позвонок личинки Hynobius 18 *мм* длиной. Сгущение септальной бластемы на прохондральной стадии развития. Зачатки первого ребра на стадии охрящевения

ad — верхняя дуга, *av* — позвоночная артерия, *c* — ребро, *ch* — хорда

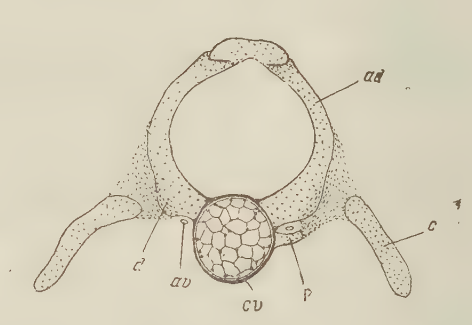


Рис. 2. Третий позвонок личинки Hynobius 20 *мм* длиной. Условные обозначения на всех рисунках: кость сплошь залита тушью, хрящ обозначен точками с контуром, прохондральная ткань — точками без контура

ad — верхняя дуга, *av* — позвоночная артерия, *c* — ребро, *cv* — костное тело позвонка, *d* — зачаток диапофиза, *p* — хрящевой парапофиз

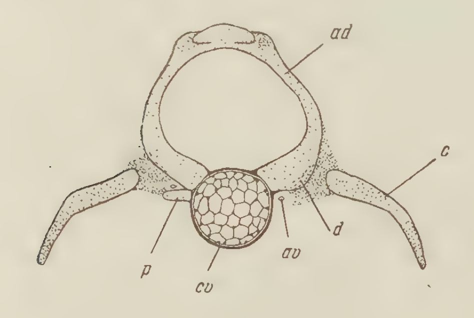


Рис. 3

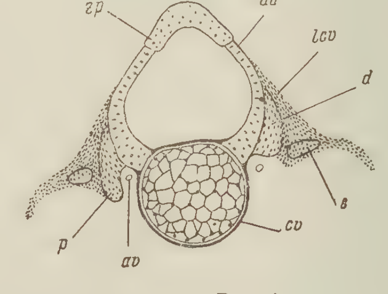


Рис. 4

Рис. 3. Четвертый позвонок личинки Hynobius 20 *мм* длиной

Обозначения см. на рис. 2

Рис. 4. Позвонок из передней части туловища личинки Hynobius 25 *мм* длиной. Схематически показаны расположение и форма клеточных ядер

ad — верхняя дуга, *av* — позвоночная артерия, *c* — ребро (центр охрящевения), *cv* — тело позвонка, *d* — хрящевой зачаток диапофиза, *lcv* — зачаток реберно-позвоночной связки, *p* — материал дистальной части парапофиза, слившийся с зачатком диапофиза, *zp* — зачатки задних зигапофизов

(рис. 1). В этой совершенно непрерывной прохондральной массе наступает затем охрящевение. Последнее начинается в двух местах. Во-первых, у основания реберного выступа в тесной связи с хрящом верхней дуги. Это зачаток поперечного отростка, т. е. «носителя ребра» (рис. 2, 4, 5, 6). И во-вторых, в самой миосепте — хрящевой зачаток ребра (рис. 1—7). Положение зачатка ребра определяется именно вертикальной миосептой. Это место лишь приближенно соответствует положению горизонтальной септы, так как последняя имеется только в своей латеральной части. Мы подчеркиваем, что на ранних стадиях развития и не только в стадии мезенхимного сгущения, но и на прохондральной стадии, у Hynobius и Ranodon имеется

полная непрерывность описанных закладок. Охрящевение закладок идет в туловищной области вполне нормально в проксимодистальном направлении, т. е. начинается с поперечного отростка и продолжается в зачатке ребра в том же направлении от позвоночника к периферии. Только на первых позвонках этот порядок изменен явно в связи с изменением функции этих ребер (рис. 1, 2).

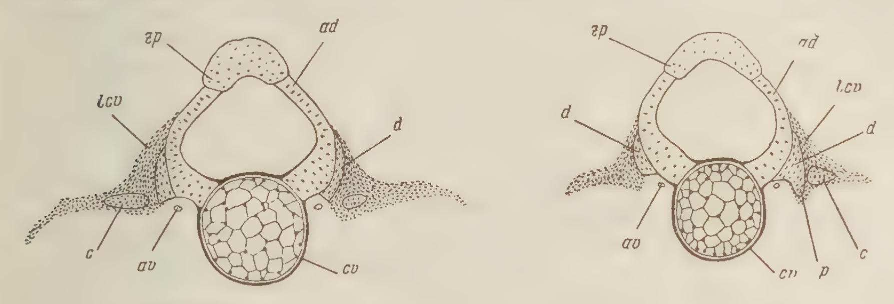


Рис. 5. Позвонок из передне-средней части туловища личинки Hynobius 25 *мм* длиной
Обозначения см. на рис. 4

Рис. 6. Позвонок из средне-задней части туловища личинки Hynobius 25 *мм* длиной
Обозначения см. на рис. 4

Часть мезенхимного и затем — прохондрального сгущения, спускающегося к хорде под позвоночной артерией, является зачатком парапофиза. Как сказано, эти зачатки наблюдаются только в передней части туловища (и в начале хвостовой области), да и то непостоянно. В первых позвонках обычно все же развиваются настоящие хрящевые парапофизы, если не на обеих, то на одной из сторон позвонка (рис. 2, 3). В области туловища у Hynobiidae (в отличие от Necturus) хрящевые отростки не развиваются. Однако сравнение различных вариантов заставляет видеть в упомянутых ранее вентральных отростках септального сгущения, лежащих латерально от позвоночной артерии, зачатки дистальной части парапофизов, которые слились с зачатками поперечных отростков (рис. 4, 6). Проксимальная часть парапофиза обычно не развивается. Хрящевые закладки наблюдаются только на первых позвонках, да и то не всегда. Хрящевые парапофизы позднее окостеневают, а, кроме того, развиваются и прямо костные парапофизы там, где хрящевых закладок не было. Таким образом, на первых позвонках образуются (всегда на обеих сторонах позвонка) хорошо развитые костные парапофизы, которые дистально соединяются с хрящевой массой боковых отростков (рис. 8, 9, 11). Однако и костные парапофизы развиваются только в передней части туловища. На рис. 10 видно лишь одностороннее развитие парапофиза на шестом позвонке (причем дистальная, хрящевая его часть не слилась с поперечным отростком). На

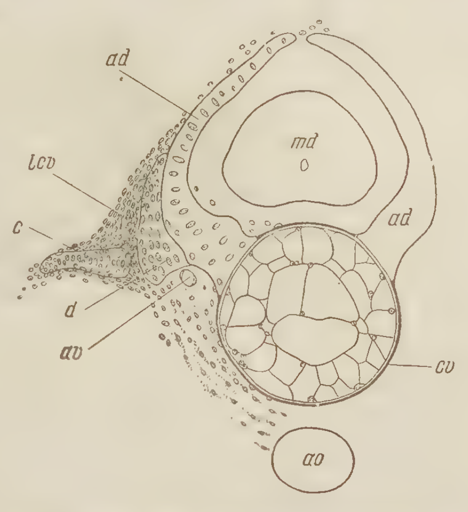


Рис. 7. Срез через позвонок из передней части туловища личинки Hynobius 25 *мм* длиной
ao — аорта, *md* — спинной мозг. Остальные обозначения см. на рис. 4

рис. 12 видны рудименты костных парапофизов, а дистальные их части, по меньшей мере справа, явно вошли в состав поперечных отростков. Хрящевые, а часто прямо костные парапофизы, развиваются и на первых хвостовых позвонках (рис. 13).

Теперь нам нужно остановиться на своеобразии в образовании закладок и в дальнейшем формообразовании поперечных отростков. Это своеобразие ставило под сомнение возможность гомологизации с диапофизом амниот.

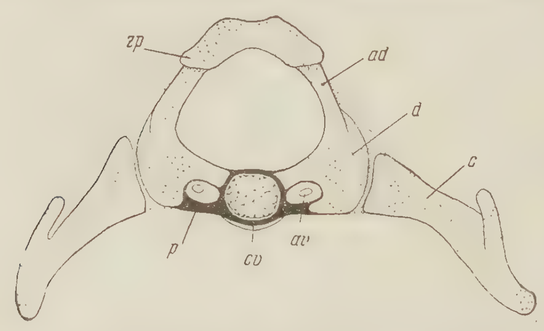


Рис. 8. Реконструкция третьего позвонка личинки Hynobius 30 *мм* длиной. Вид сзади. Обозначены наружные контуры тела. Тканевая дифференцировка дана в разрезе

ad — верхняя дуга, *av* — позвоночная артерия, *c* — ребро, *cv*—тело позвонка, *d* — диапофиз, *zp* — задний зигапофиз, *p* — парапофиз

Как мы видели, закладка поперечного отростка хвостатых амфибий весьма своеобразна. Она развивается на верхней дуге, но не за счет этой дуги, а из скелетогенного материала, концентрирующегося в основании поперечной миосепты и продолжающегося в зачаток ребра. Этот материал образует как бы чуждый наплыв на верхней дуге (рис. 4, 5, 6). Такое впечатление поддерживается тем, что хотя охрящевение поперечных отростков («носителей ребра») начинается от верхней дуги, все же они отличаются своеобразной структурой и состоят из более молодого хряща (рис. 7). Кроме того, перихондральное окостенение дуги начинается раньше, и поэтому тонкая костная (или остеоидная) мембрана оказывается иногда под молодым хрящом поперечного отростка и тем самым еще резче его ограничивает. Все это ясно показывает, что в поперечных отростках хвостатых амфибий мы имеем новообразование, генетически связанное с основанием ребра, т. е. строящееся в онтогенезе за счет одного и того же источника. Хотя зачатки поперечных отростков возникают заметно позже верхних дуг, их масса быстро возрастает и они ко времени окостенения приобретают доминирующее значение среди других частей позвонков. Это — хотя и молодые, но явно прогрессивные образования. В построении поперечных отростков, кроме септально-реберной бластемы, несомненно, принимает участие и материал дистальных частей парапофизов. Однако материал различного происхождения обычно полностью сливается и образует вполне однородный зачаток (реже сохраняет некоторую самостоятельность; рис. 10).

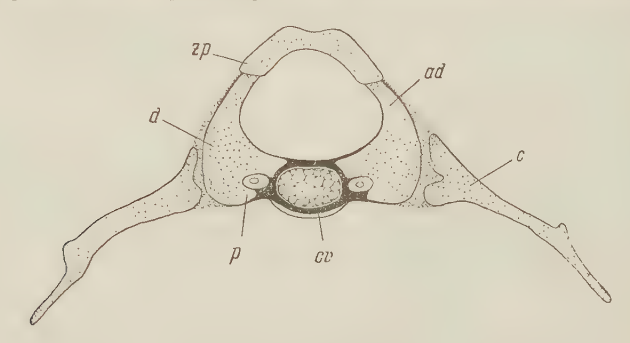


Рис. 9. Четвертый позвонок той же личинки
Обозначения см. на рис. 8

В закладке поперечных отростков наблюдаются многочисленные варианты в положении, объеме, форме закладки, степени обособленности от дуг, соотношениях с зачатками ребер и с рудиментами парапофизов. Все это указывает, очевидно, на то, что молодое образование не приобрело еще достаточно устойчивого формообразовательного механизма. Рис. 4, 5, 6 показывают некоторые варианты у одной и той же личинки в передней и средней части туловища. Различия выявляются и на разных сторонах

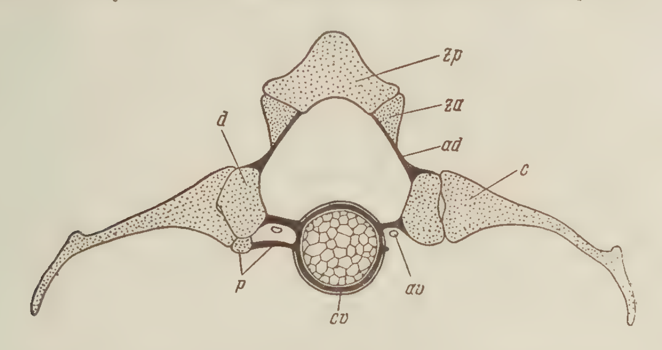


Рис. 10. Шестой позвонок (вариант) более поздней личинки Hynobius около 32 *мм* длиной

za — передний зигапофиз. Остальные обозначения см. на рис. 8

одного и того же позвонка. Мы обратили особое внимание на варианты в степени развития вентрального выступа сбоку от позвоночной артерии, так как именно в этом выступе лежит материал дистальной части парапофиза.



Рис. 11. Шестой позвонок личинки Hynobius 35 *мм* длиной

Обозначения см. на рис. 8 и 10

Рис. 12. Седьмой позвонок той же личинки

Обозначения см. на рис. 8 и 10

Проксимальная часть парапофиза в области средней и задней частей туловища полностью редуцировалась [костные рудименты ее встречаются на седьмом-девятом позвонках (см. рис. 12), а также в начале хвостовой области]. Дистальная часть парапофиза, очевидно, слилась с поперечными отростками и вошла в их состав. Этот материал кажется полностью поглощенным в массе септального материала поперечных отростков. Однако на более поздних стадиях развития и именно с началом процесса окостенения вновь совершенно ясно выявляется двойственный характер поперечных отростков. Эта двойственность едва намечается в позвонке, изображенном на рис. 11, и ясно видна в позвонке на рис. 12, особенно справа. Раздвоение намечается с врастанием кровеносных сосудов и резорбцией хряща в дистальной части отростка и в основании ребра. Отсюда начинается эпхондральный процесс окостенения обоих образований. Развивается двойной костный отросток, который нередко и обозначался как сросшиеся парапофиз и диапофиз. Одновременно развивается и развилка ребра.

Своеобразие закладки и строения поперечных отростков хвостатых амфибий заставило видеть в них особых «носителей ребра». Гёпперт и другие авторы предполагали, что они представляют собой результат разрас-

тания парапофизов (т. е. частей нижних дуг) в дорсальном направлении с тела позвонка под позвоночной артерией на верхнюю дугу. Эта гипотеза не подтверждается фактами. Поперечный отросток в главной своей массе развивается как новообразование. Однако в его развитии участвует и материал дистальной части парапофизов. Этот материал полностью сливается с септальным материалом, он потерял свою способность к самостоятельному формообразованию на стадиях охрящевения (в дистальной части). Однако он сохранил известную самостоятельность в процессах окостенения. Таким образом, несмотря на утрату самостоятельности в своей закладке, дистальная часть парапофиза ясно распознается в костном поперечном отростке позвонка хвостатых амфибий как его передне-вентральная ветвь.

Таким образом мы приходим к выводу, что поперечные отростки хвостатых амфибий — «носители ребра» имеют двоякое происхождение — с одной стороны, — это новообразования, возникающие у оснований ребер за счет септальной мезенхимы, с другой стороны, — это дистальные части старых парапофизов, унаследованных еще от рыб. Двойственность происхождения ясно отпечаталась на их строении у взрослых животных.

На вопрос о происхождении новой части этих отростков, т. е. диапофизов, которые впервые появляются только у наземных позвоночных, проливают свет некоторые дальнейшие факты из их онтогенеза у хвостатых амфибий. Мезенхимное сгущение у основания поперечных миосепт вплотную прилежит к верхним дугам и имеет свою характерную структуру — все клетки этого сгущения вытянуты в вентро-дорсальном направлении вдоль поверхности верхних дуг. Эта структура сохраняется на протохондральной стадии и даже в молодом хряще, вследствие этого резко отделяющемся от хряща самих дуг, в которых клетки имеют противоположную, т. е. поперечную ориентацию (рис. 7). При охрящевении зачатков «носителей ребер» особо выделяется своими вытянутыми клетками дорсальная часть сгущения, которая латерально переходит на дорсальную поверхность ребра. Это — закладка связки, соединяющей ребро с дорсальной поверхностью поперечного отростка (рис. 7, а также рис. 4—6). Характерная структура всего зачатка поперечного отростка, напоминающая закладку связки, наводит на мысль, что и вообще весь поперечный отросток развился в основании связки, подвешивавшей ребро к верхней дуге. Эта связка в свою очередь дифференцировалась в основной части миосепты, которая прикрепляется к верхней дуге. Последнее произошло у наземных позвоночных, очевидно, в связи с увеличением нагрузки на ребра при выходе животного на сушу (брюшная мускулатура, поддерживающая внутренности, прикрепляется к ребрам, так что все органы брюшной полости висят собственно на ребрах, в особенности у тех форм, у которых нет грудной клетки, т. е. у хвостатых амфибий).

Развитие ребер у Hynobiidae

Ребра закладываются у молодых личинок примерно на стадиях вылупления из оболочек. Ранняя закладка имеет вид мезенхимного сгущения в вертикальной миосепте на ее границе с горизонтальной, в непосредственной связи с верхними дугами (Hynobius 12 *мм* и Ranodon 22 *мм*). И на позднейшей, прохондральной стадии развития сохраняется эта непрерывная связь с хрящевыми верхними дугами. Однако у закладок первых трех ребер их дистальные концы сильно расширяются, и это создает впечатление дистопроксимального роста (Hynobius 14 *мм*, Ranodon 23—24 *мм*). Вслед за этим охрящевение в указанных трех ребрах начинается с дистального, расширенного конца ребра (Hynobius 16 *мм*). Хрящевые ребра сохраняют непрерывную прохондральную связь с верхними дугами (рис. 1, 2, 3). Раньше всего охрящевевает второе ребро, затем — первое и, наконец,— третье. Следующие ребра заметно запаздывают. У Hynobius 20 *мм* имеются три пары хорошо развитых хрящевых ребер. Четвертое ребро обладает только небольшим хрящевым центром, а пятое и шестое ребра состоят из

сгущения мезенхимы, которое у верхних дуг переходит в прохондральную ткань. Четвертое ребро хрящевеет с середины; в следующих ребрах процесс тканевой дифференцировки идет в проксимодистальном направлении (рис. 4—7).

После охрящевения ребра оказываются связанными с верхней дугой промежуточным участком прохондральной ткани. Эта масса прохондральной ткани в дальнейшем нарастает и превращается, как уже описано, в поперечный отросток — носитель ребра (Rippenträger), который и после охрящевения остается в течение некоторого времени резко отграниченным от верхней дуги. Ребра закладываются, как указано, в миосептах между мускульными сегментами и лежат на всем протяжении от позвоночника до наружной стенки тела в этих септах. Охарактеризовать в точности их отношение к горизонтальной септе невозможно, так как ни у Hynobius, ни у Ranodon этой септы нет. Имеется лишь периферическая ее часть, которая снаружи отмечена положением n. lateralis X. Однако в общей форме можно сказать, что ребра хвостатых амфибий не связаны с горизонтальной септой, да и не могут быть с ней связаны, так как полностью лежат в «вертикальных» миосептах. Проксимальная часть ребра лежит во всяком случае на уровне середины верхней дуги, т. е. выше нормального положения горизонтальной септы. От места своего причленения к диапофизу ребро направляется не просто латеро-каудально к боковой стенке тела, а изгибается также вниз, к брюшной стороне (рис. 10, 11). Поэтому дистальная часть ребра оказывается в области гипаксиальной мускулатуры, которая к нему и прикрепляется. Конец ребра изгибается вниз под горизонтальной септой, отмечаемой боковым нервом (n. lateralis X), и ложится под musculus rectus lateralis, который явно относится к гипаксиальной мускулатуре.

Таким образом, ребро не лежит в области горизонтальной септы, а пересекает ее под острым углом сверху вниз. Положение в горизонтальной септе, как известно, является характеристикой верхних ребер. С. В. Емельянов добавил к этому еще эмбриологический критерий — верхние ребра закладываются на периферии и растут отсюда по направлению к позвоночнику, между тем как нижние ребра закладываются у позвоночника и растут в аксифугальном направлении. У хвостатых амфибий ребра не отвечают ни первому условию, так как они не обнаруживают органической связи с горизонтальной септой, ни второму условию. Ребра закладываются как мезенхимные сгущения сразу на всем своем протяжении от позвоночника до наружной стенки тела. Дистальная часть ребра образует более значительную массу, которая в первых трех ребрах имеет на прохондральной стадии развития вид заметного расширения. Только в этих трех ребрах охрящевение начинается на периферии, в конечном расширении закладки и подвигается отсюда в аксипетальном направлении, не достигая при этом верхней дуги. Здесь, в проксимальной части прохондральной закладки охрящевение запаздывает и приводит к образованию диапофиза. Уже в закладке четвертого ребра охрящевение начинается с середины и распространяется отсюда как в проксимальном, так и в дистальном направлениях. Следующие ребра развиваются, как и у других позвоночных, в проксимодистальном направлении (рис. 4—7). Видеть в этом результат редукции последних ребер, как это делает С. В. Емельянов, нет никаких оснований, так как это касается не только последних, но вообще всех туловищных ребер, за исключением лишь трех самых передних. Наоборот, эти первые ребра выделяются своей функцией, которая, очевидно, и определяет ускоренное развитие их дистальных концов. Концы этих ребер лежат под лопаткой, но, конечно, как правильно отмечает С. В. Емельянов, прогрессивное их развитие не определяется функцией опоры. Лопатка не опирается на ребра, наоборот, ребра и вместе с ними все тело животного висит на лопатках (когда животное приподымается на передних конечностях). Связь лопатки с ребрами поддерживается посредством зубчатой мышцы, которая, отходя в своей глубокой порции от дистальных частей первых

двух-трех ребер, прикрепляется к внутренней поверхности дорсальной части лопатки. С помощью этой мышцы (musculus serratus profundus) тело животного подвешивается к плечевому поясу. Мышца играет роль мягких рессор или точнее — амортизаторов при передвижении животного.

Эта функция полностью объясняет ускоренное развитие хряща под местом прикрепления мышц. Главная роль падает при этом у Hynobiidae на второе ребро, которое, оставаясь относительно коротким, становится весьма массивным (рис. 8).

Особого рассмотрения заслуживает основание ребра и его связи с поперечным отростком. После сформирования хрящевого ребра оно оказывается сидящим на поперечном отростке с помощью сильно расширенного основания (рис. 8, 10). Длинная ось этого расширения лежит не совсем вертикально — нижняя часть выдвинута несколько вперед, а верхняя — назад. Верхняя часть основания ребра состоит из более молодого хряща. Она охватывает диапофиз сзади и тесно связана с развивающейся реберно позвоночной связкой. Соответственно несколько косо поставлены и поперечные отростки. Это положение последних отражает и их двойственное происхождение — парапофизы лежат снизу и впереди от диапофизов. В дальнейшем, в результате процессов окостенения, концы поперечных отростков, как уже описано, раздваиваются. Тот же процесс раздвоения происходит и в основании ребра. И здесь посредине происходит врастание сосудов и резорбция хряща (рис. 9). В результате, одновременно с окостенением развивается характерная развилка основания ребра (рис. 11, 12).

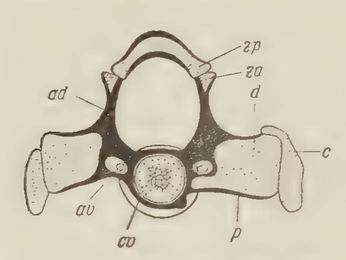


Рис. 13. Второй хвостовой позвонок той же личинки 35 *мм* длиной
Обозначения см. на рис. 8 и 10

В развитии основания ребра наблюдается нечто аналогичное тому, что происходит с поперечными отростками. Последние составляются из двух частей: старой части — парапофиза и новообразования — диапофиза, которые полностью сливаются между собой и затем частью раздваиваются на стадиях окостенения. В основании ребра также имеется старая часть, которая закладывается раньше и располагается в нижней части септального сгущения, иногда — явно в области, относящейся по происхождению к парапофизу (рис. 4, 5, 6, 10). Имеется в основании ребра и более новая — дорсо-каудальная часть, которая развивается вместе с реберно-позвоночной связкой в дорсальной части септальной бластемы (рис. 7). На сформировавшемся хрящевом ребре она имеет вид узкого выступа из более молодого хряща (рис. 9). Иногда описывалась некоторая самостоятельность в развитии дорсальной ветви. Полной самостоятельности закладки, по-видимому, нет никогда. Однако иногда дорсальная ветвь по своей структуре на ранних стадиях охрящевения действительно кажется несколько обособленной. Эта обособленность чаще наблюдается в хвостовой области и является там, очевидно, уже результатом редукции, ведущей к распаду зачатка ребра. В некоторых случаях обособленная закладка дорсальной ветви прирастает затем не к ребру, а к диапофизу (рис. 13 слева). Запоздание в закладке дорсальной ветви основания ребра, некоторая ее обособленность и связь с закладкой реберно-позвоночной связки (рис. 7) позволяет, как мне кажется, рассматривать эту ветвь как новообразование, развившееся в реберно-позвоночной связке (так же как и диапофиз, к которому она причленяется). Глубокое обособление дорсальной части в виде особой ветви наступает, как сказано, только во время окостенения (так же как и ясное обособление диапофиза).

Образование развилки, т. е. двойного укрепления ребра на позвоночнике, характерно в той или иной форме для всех наземных позвоночных.

Оно связано, очевидно, с новой функцией ребер, которые при выходе животного на сушу приняли на себя всю тяжесть внутренних органов, подвешенных к ребрам через посредство брюшных мышц. Вертикальная нагрузка требовала укрепления связи с позвоночником, и первой реакцией на это требование была дифференцировка связки в основании вертикальной миосепты. Связка эта идет от дорсальной поверхности ребра к латеральной поверхности верхней дуги. На концах этой связки образовались затем новые отростки — диапофиз на верхней дуге и дорсальная ветвь, т. е. «бугорок», у основания ребра.

У хвостатых амфибий нет грудной клетки, которая у амниот поддерживает значительную часть внутренностей, и вертикальная нагрузка на ребра особенно велика. Соответственно ребра укрепляются не только на позвоночнике, но и в своей дистальной части в поверхностной фасции боковой мышцы посредством особого дорсального выроста (рис. 9, 10, 11), который сравнивали с processus uncinatus амниот.

Особую и несколько иную нагрузку несут первые три ребра. К их дистальной части прикрепляется зубчатая мышца (musculus serratus), с помощью которой все тело подвешивается на плечевом поясе. Основную роль при этом играет мощное второе ребро (рис. 8).

Вопрос о гомологии поперечных отростков. Парапофизы и диапофизы

История развития поперечных отростков у Hynobiidae дает, как мне кажется, уже достаточно ясную картину их происхождения. Однако для окончательного решения вопроса об их гомологии с отростками других позвоночных нам надлежит еще провести сравнение как с высшими рыбами, так и с другими наземными позвоночными — стегоцефалами и амниотами. У рыб ребра причленяются к боковым отросткам тел позвонков, т. е. к парапофизам, которые являются производными нижних дуг. У наземных позвоночных ребра переместились в дорсальном направлении и приобрели второе прикрепление к верхней дуге. О переходном положении ребра у предков наземных позвоночных можно судить по причленению ребра у кистеперых рыб и у ихтиостегид. К сожалению, в обоих случаях причленение ребер известно только в начале хвостовой области.

У Eusthenopteron ребро имело широкое основание, которым оно прикреплялось к заднему краю тела (basiventrale) позвонка непосредственно под верхней дугой, вплотную подходя к ее основанию. У Ichthyostega ребро имело такое же широкое основание и причленялось к заднему краю тела (basiventrale) позвонка и к небольшому выступу у основания верхней дуги. Между телом позвонка и верхней дугой под основанием ребра оставалось отверстие, через которое проходила позвоночная артерия. Небольшие выступы у основания верхней дуги представляют зачаточные (в хвостовой области) диапофизы, а соответствующая часть основания ребра — его бугорок. Уже из этого ясно, что диапофизы не представляют результата перемещения какого-либо отростка с тела на дугу, а образовались заново у основания верхней дуги в связи с приобретением нового, дорсального причленения ребра. Это дорсальное причленение ребра получилось в результате постепенного расширения основания ребра и перемещения его верхнего края с тела на верхнюю дугу. Широкое основание ребра перекрывало позвоночную артерию на грани между телом позвонка и верхней дугой. Редукция средней части основания ребра приводила затем к обособлению двух ветвей: вентральной — головки ребра и дорсальной — бугорка. Это разделение у стегоцефалов обычно едва только намечается. У Benthosuchus ясная развилка имеется только на шейных ребрах; в туловищной области головка и бугорок неразличимы, но проксимальный конец ребра сильно расширен. Расширение основания ребра было связано, конечно, и с расширением области прикрепления ребра на теле позвонка и на его верхней дуге. Соответственно, кроме небольшого парапофиза или суставной

площадки на теле, развивается и более или менее значительный диапофиз на верхней дуге. Этот диапофиз представляет новоприобретение наземных позвоночных, развивающееся у них прогрессивно, в то время как парапофиз, унаследованный от рыб, у них редуцируется.

У лепоспондильных амфибий парапофиз сохранился в виде более или менее заметного выроста, который занимает в передней части тела позвонка дорсальное положение. Дорсально и позади от него на основании верхней дуги поднимается диапофиз. Очень часто наблюдается срастание обоих отростков. У современных хвостатых амфибий, как мы уже видели, также имеются сросшиеся между собой парапофизы и диапофизы и именно в этом главная особенность их позвоночника. Отростки срастаются между собой своими дистальными частями латерально от позвоночной артерии и поэтому последняя часто проходит через отверстие у основания «носителя ребра» (рис. 8, 9, 10). Однако и в строении поперечных отростков взрослых животных ясно сохраняется двойственность, указывающая на их происхождение из сросшихся между собой парапофизов и диапофизов. Проксимальная часть ребра разделяется на две ветви соответственно двум точкам его прикрепления — на парапофизе и диапофизе. В онтогенезе хвостатых амфибий сохранились следы истории перемещения ребра и развития двойного его прикрепления. Ребро закладывается в вентральной части септальной бластемы и обнаруживает в своей проксимальной части связь с закладками дистальных рудиментов парапофиза (рис. 4, 5, 6, 10). Дорсальная связь ребра с диапофизом развивается позднее в результате вторичного разрастания основания ребра в дорсальном направлении. Ребро укрепляется тогда на поперечном отростке с помощью очень широкого основания (рис. 8, 9, 10). Во время окостенения основание ребра раздваивается и образует характерную для хвостатых амфибий глубокую развилку (рис. 12). Дорсальное прикрепление ребра у некоторых хвостатых амфибий перемещается по верхней дуге еще далее вверх. В хвостовой области рудиментарные ребра сохраняют широкое прикрепление к поперечным отросткам, имеющим и здесь явно двойное происхождение (рис. 13).

У стегоцефалов и у высших наземных позвоночных развилка обычно не столь резко выражена, но все же позволяет гомологизировать верхнюю ветвь ребра хвостатых амфибий с бугорком ребра амниот. С другой стороны, парапофиз у стегоцефалов и у амниот не перемещался в дорсальном направлении и не срастался с диапофизом. Он оставался на своем месте на теле позвонка и обычно редуцировался, так что головка ребра причленялась непосредственно к телу позвонка.

Диапофиз позвонка лабиринтодонтов и амниот, очевидно, — такое же новообразование, как и у хвостатых амфибий. Можно предполагать, что диапофиз имеет во всех случаях одинаковое происхождение и что он вполне гомологичен у всех наземных позвоночных. Мы связываем его происхождение, так же как и возникновение бугорка ребра, с увеличением вертикальной нагрузки на ребра при выходе животного на сушу. Это привело к дифференцировке связки в основании вертикальной миосепты, в которой лежит ребро. Связка соединяет дорсальную поверхность ребра с боковой поверхностью верхней дуги и эффективно поддерживает ребро вместе с его нагрузкой (рис. 14, 15). Соответственно местам прикрепления связки, за счет ее материала развивались выступы — зачаток диапофиза на верхней дуге и зачаток бугорка у основания ребра (рис. 14). Парапофизы выступали лишь очень слабо. Это привело к типичной картине причленения ребра у стегоцефалов и амниот (рис. 14, *C*). У лепоспондильных амфибий оба отростка — как парапофизы, так и диапофизы, сильно выступали и сближались своими концами (рис. 14, *D*). У некоторых форм они срастались между собой, и это приводило к расширению основания ребра и иногда — к своеобразным способам причленения ребер. У Molgophus была двойная головка ребра вентрально и далеко отступающий бугорок — дорсально. У Thyrsidium ребра имели очень широкое основание, которое

также обладало сложным причленением к слитному поперечному отростку.

Срастание концов парапофиза и диапофиза произошло и в ряду форм, ведущих к хвостатым амфибиям. Онтогенез реберно-позвоночного сочленения

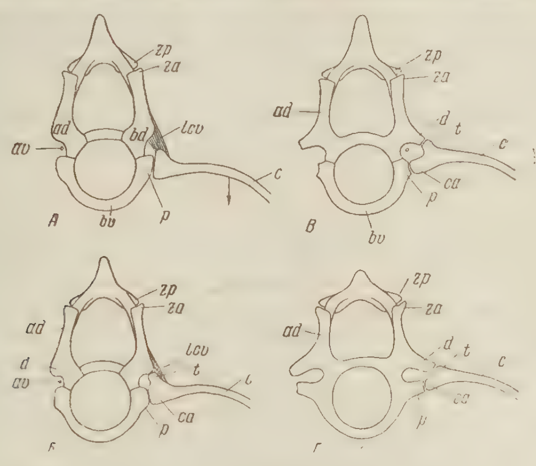


Рис. 14. Схемы, показывающие связи ребра с позвонком у древнейших наземных позвоночных. *А* — гипотетическая исходная форма (стрелка показывает нагрузку), *Б* — ихтиостегида, *В* — лабиринтодонт, *Г* — лепоспондильный стегоцефал

ad — верхняя дуга, *av* — позвоночная артерия, *bd* — basidorsale, *bv* — basiventrale, *c* — ребро, *ca* — головка ребра, *cv* — тело позвонка, *d* — диапофиз, *lcv* — реберно-позвоночная связка, *p* — парапофиз, *t* — бугорок ребра, *za*, *zp* — передние и задние зигапофизы

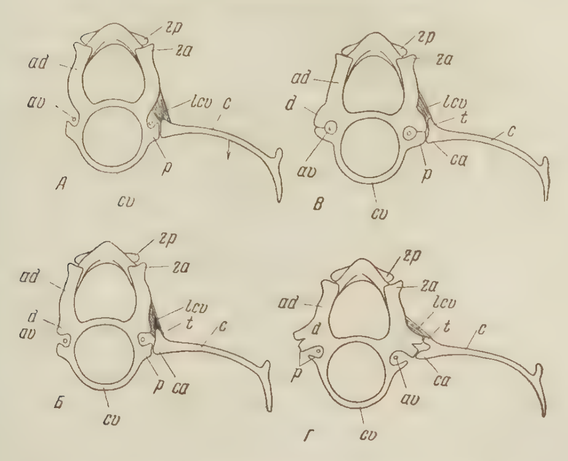


Рис. 15. Схемы, показывающие происхождение поперечных отростков у хвостатых амфибий. *А* — нагрузка на ребро и значение связки, *Б* — возникновение диапофиза и бугорка ребра, *В* — соединение парапофиза с диапофизом, *Г* — редукция проксимальной части парапофиза

Обозначения см. на рис. 14

ния у хвостатых амфибий позволяет реконструировать историю его происхождения (рис. 15). Парапофизы имели у предковых форм довольно значительную длину. Они разрастались в дорсальном направлении латерально от позвоночной артерии. Ребро укреплялось посредством связки, идущей к верхней дуге. Основание ребра разрасталось по ходу связки, и при раз-

витии встречного выроста в той же связке вошло в контакт с верхней дугой (рис. 15, *B*, *C*). Так возник второй отросток позвонка — диапофиз. Ребро приобрело еще более прочную опору на позвоночнике при соединении концов обоих отростков — парапофизов и диапофизов, которые и срослись между собой. С перенесением всей опоры на верхнюю дугу проксимальная часть парапофиза утратила свое значение и редуцировалась (рис. 15, *D*). Более глубокое раздвоение основания ребра, а также и поперечных отростков, связано, вероятно, с потребностью сочетать максимальную прочность опоры при вертикальной нагрузке на ребро с возможным уменьшением веса костного скелета.

Вопрос о гомологии ребер наземных позвоночных

Вопрос о гомологии ребер позвоночных возник после того, как у высших рыб были описаны ребра, занимающие разное положение по отношению к боковым мышцам тела. В особенности большое значение приобрел тот факт, что у Polypterus одновременно имеются хорошо развитые, типичные для рыб, нижние ребра, лежащие между боковой мышцей тела и брюшной полостью, и верхние ребра, лежащие в горизонтальной перегородке между эпаксиальным и гипаксиальным отделами боковой мышцы. Верхние ребра особенно хорошо развиты в передней части туловища, нижние — в задней. Так как Polypterus раньше относили к кистеперым рыбам, то этот факт привел к постановке вопроса о гомологии ребер наземных позвоночных. Положение этих ребер внутри массы боковых мышц тела заставило признать их гомологию с верхними ребрами Polypterus. С. В. Емельянов, пересмотрев весь вопрос о гомологии ребер позвоночных, пришел к выводу, что ребра рептилий и высших позвоночных являются по происхождению нижними ребрами, переместившимися по миосептам внутрь туловищной мускулатуры. Однако ребра амфибий он сравнивал с верхними ребрами рыб. После того как Гудрич (E. S. Goodrich, 1928) показал, что Polypterus не имеет никакого отношения к кистеперым рыбам, а является очень примитивным представителем лучеперых, вопрос о ребрах вновь потребовал пересмотра. Так как у настоящих кистеперых, а также у двоякодышащих рыб, верхних ребер пока не описано, у нас нет оснований предполагать существование верхних ребер и у наземных позвоночных. Вместе с тем, если ребра рептилий и высших позвоночных являются по происхождению нижними ребрами (Емельянов, 1938), то у нас тем более нет оснований думать, что у амфибий могут быть ребра иного происхождения.

Палеонтологические данные показывают полную гомологию ребер стегоцефалов и рептилий. Поэтому, если ребра рептилий являются нижними ребрами, то и ребра амфибий должны быть нижними ребрами. Эмбриологические данные не дают основания для отнесения ребер современных амфибий к верхним ребрам. В отличие от современных амфибий, у всех примитивных стегоцефалов были длинные ребра, охватывавшие большую часть туловища. Такие ребра были у ихтиостегид. Длинные ребра были и у эмболомерных стегоцефалов (Anthracosauria) и перешли отсюда к рептилиям. У рахитомных лабиринтодонтов также нередко еще имелись длинные ребра. Так как эти ребра не использовались амфибиями для дыхания, то они могли редуцироваться и это происходило параллельно в разных филогенетических ветвях. Укороченные ребра имелись у многих лабиринтодонтов (как, например, у Trematops, у Micropholis). Короткие, прямые, на конце расширенные ребра были у Acanthostoma. Короткие, прямые ребра были у бранхиозавров, а также у Miobatrachus. В линии, ведущей к бесхвостым амфибиям, произошла дальнейшая рудиментация ребер.

Одновременно с укорачиванием, ребра приобрели почти поперечное направление и естественно расположились в средней части туловищной мускулатуры, т. е. приблизительно в области горизонтальной септы. Укоро-

чение ребер сопровождалось их перемещением в миосептах в дорсальном направлении.

У лепоспондильных амфибий были иногда еще довольно длинные ребра, однако и здесь они редуцировались и перешли к хвостатым амфибиям в виде относительно коротких, мало изогнутых элементов, которые в некоторых случаях почти полностью редуцируются (например, у вторично-водной Amphiuma).

Совершенно ясно, что у примитивных стегоцефалов имелись такие же нижние ребра, как у кистеперых рыб, и эти ребра перешли от эмболомерных стегоцефалов далее к рептилиям, причем брюшные концы ребер связались с грудиной. У рахитомных лабиринтодонтов ребра укорачивались и принимали более горизонтальное положение. Тот же процесс происходил и у лепоспондильных амфибий. Однако во всех этих случаях мы имеем дело с одними и теми же, очевидно, нижними ребрами.

Перемещение ребер в дорсальном направлении связано со своеобразием их функции у наземных позвоночных и в частности у амфибий. Эта функция возникла вместе с выходом животного из воды на сушу, когда оно оказалось вынужденным нести всю тяжесть собственного тела. При поднятии тела на конечностях все внутренние органы поддерживаются брюшной мускулатурой, которая укрепляется только на ребрах. Поэтому ребра должны были приспособиться для несения вертикальной нагрузки. Отсюда — расширение основания ребра, развитие прочной связки между основанием ребра и верхней дугой позвонка, развитие диапофиза и бугорка ребра на месте прикрепления этой связки и, наконец, у хвостатых амфибий — укрепление дистальной части ребра (крючка) в поверхностной фасции боковой мышцы. Только с развитием грудной клетки у амниот характер нагрузки на ребра меняется, так как вся система грудины служит тогда опорой для большей части внутренних органов. В связи с новой, дыхательной функцией изменяется и строение ребер.

Выводы

1. Боковые отростки — парапофизы закладываются иногда еще в виде самостоятельных хрящевых выступов на латеральной поверхности тела позвонка под позвоночной артерией. Это наблюдается у Hynobiidae только на передних туловищных и первых хвостовых позвонках. Часто они развиваются сразу как костные образования без хрящевой основы. Дистальная часть материала парапофизов сливается с закладкой диапофизов, образуя вентральную часть «носителя ребра».

2. Поперечные отростки — диапофизы развиваются, как и ребра, в мезенхимном сгущении вертикальной миосепты. В дорсальной части того же сгущения развивается реберно-позвоночная связка, соединяющая дорсальную поверхность ребра с верхней дугой. Своеобразная структура зачатка диапофиза и факт его связи с зачатком реберно-позвоночной связки позволяют высказать предположение, что диапофиз, как и бугорок ребра, первоначально развился именно на местах прикрепления этой связки за счет ее материала.

3. Ребра хвостатых амфибий развиваются в миосептах между миотомами и не имеют органической связи с горизонтальной септой. Дистальная часть ребра лежит в области гипаксиальной мускулатуры. Ребра всех наземных позвоночных гомологичны ребрам высших рыб, т. е. нижним ребрам. Они переместились внутрь брюшной мускулатуры, вследствие приобретения новой функции поддерживания внутренних органов, возникшей вместе с выходом животного из воды на сушу.

4. Ребра наземных позвоночных приобрели соответственно новой, вертикальной нагрузке, более прочную опору на позвоночнике. Это достигалось путем расширения их основания и в результате укрепления связкой, идущей от дорсальной поверхности ребра к верхней дуге. В этой связке

развились: со стороны ребра дорсальная ветвь или бугорок ребра и со стороны дуги — диапофиз. Диапофиз позвонка наземных позвоночных является, следовательно, новообразованием.

5. У лепоспондильных амфибий ребро перемещалось вместе со своей опорой — парапофизом и диапофизом в дорсальном направлении на верхнюю дугу. Оба отростка срослись своими дистальными концами. У хвостатых амфибий проксимальная часть парапофиза вслед за тем редуцировалась. Однако поперечные отростки хвостатых амфибий сохранили двойственность в строении, указывающую на их происхождение из дистальной части парапофиза и диапофиза. Дорсальное перемещение ребер и их «носителей» связано у хвостатых амфибий с особой нагрузкой на ребра, так как боковые мышцы тела еще участвуют в локомоции, но вместе с тем при отсутствии грудной клетки, ребра несут на себе всю тяжесть тела.

ЛИТЕРАТУРА

Емельянов С. В., 1925. Развитие ребер и соотношение их с позвоночником. 1. Развитие ребер амфибий, Русск. зоол. журн., 5, вып. 4.—1938. Развитие ребер наземных позвоночных, Тр. Лабор. эволюцион. морфол. АН СССР, т. 1, вып. 3.

Шмальгаузен И. И., 1957. Морфология позвоночника хвостатых амфибий, 1, Зоол. журн., т. XXXVI, вып. 11.—1958. То же, II, Зоол. журн., т. XXXVII, вып. 2.

Gamble D. L., 1922. The morphology of the ribs and transversal processes in Necturus maculatus, J. Morphol., 36.

Goodrich E. S., 1928. Polypterus a Palaeoniscid? Palaeobiologica, I.

Göppert E., 1896. Die Morphologie der Amphibienrippen, Festschr. f. Gegenbaur, 1

Mayerhofer F., 1909. Untersuchungen über die Morphologie und Entwicklungsgeschichte des Rippensystems der urodelen Amphibien, Arb. a. d. Zool. Inst., Wien, 17.

Mookerjee H. K., 1930. On the development of the vertebral column of Urodela, Philos. Trans. Roy. Soc. London (B), vol. 218.

Remane A., 1936. Wirbelsäule u. ihre Abkömmlinge, Bolk, Göppert, Kallius, Lubosch. Handb. d. vergl. Anat. d. Wirbelt., IV.

Schauinsland H., 1906. Die Entwicklung der Wirbelsäule nebst Rippen u. Brustbein. O. Hertwig, Handb. d. vergl. u. exper. Entwicklungslehre d. Wirbelt., Bd. III, 2. Jena.

MORPHOLOGY OF THE VERTEBRAL COLUMN OF URODELA

III. THE TRANSVERSE PROCESSES AND RIBS

I. I. SCHMALHAUSEN

Embriological Laboratory of the Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR (Moscow)

Summary

1. The lateral processes of centra — parapophyses — are anlaged sometimes still in the form of independent cartilaginous projections on the lateral surface of the centrum of the vertebra beneath the vertebral artery. This is found in Hynobiidae only on the anterior trunk vertebrae and on the first of the caudal vertebrae. They often develop at once as osseous formations without cartilaginous precursor. The distal part of the material of the parapophysis fuses with the primordium of the diapophyses thus forming the ventral part of the "rib-bearer".

2. The transvers processes — diapophyses — develop, as the ribs do, in the mesenchymous condensations of the vertical myosept. In the dorsal part of the same condensation the costo-vertebral ligament develops which connects the dorsal surface of the rib with the neural arch.The peculiar structure of the primordium of the diapophyse and its close connection with the primordium of the costo-vertebral ligament make one draw the conclusion that the diapophyse, as well as the tuberculum of the rib have originally developed in this ligament just at the site of its attachment.

3. The ribs of the Urodeles develop in the intersegmental septa and have no organic connection with the horizontal septum. The distal part of the rib lies in the region of the hypaxial musculature. The ribs of all the terrestrial Vertebrates are homologous with the ribs of higher Fishes, i. e. with the pleural ribs. They have shifted into the abdominal musculature owing to the new function of supporting inner organs. This function arose with the transition of the animal from the water to land.

4. The ribs of terrestrial Vertebrates acquired — corresponding to the new, vertical load — more stable support on the vertebral column. This was achieved by broadening of their basis and their strengthening by the ligament passing from the dorsal surface of the rib to the neural arch. The dorsal branch or the tuberculum of the rib developed in this ligament on the side of the rib, whereas the diapophyse developed on the arch-side. Therefore the diapophyse of the vertebra of terrestrial Vertebrates is a neoformation.

5. In lepospondilous Amphibians the rib shifted with its basis — parapophyse and diapophyse — dorsally to the neural arch. Both processes have fused with their distal parts. Thereafter the proximal part of the parapophyse was reduced in the Urodeles. The transversal processes, however, retained the duplicity in their structure which proves their origin from the distal part of parapophyse and the diapophyse. The dorsal shift of the ribs and the "rib-bearers" is connected in the Urodeles with the special load on the rib, as the lateral muscle still participate in the locomotion though at the same time, the thorax lacking, the ribs bear the whole weight of the body.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1958, том XXXVII, вып. 3

К ВОПРОСУ О ВОЗМОЖНОСТИ ЛАТЕНТНОГО ИЛИ ХРОНИЧЕСКОГО ТЕЧЕНИЯ ТУЛЯРЕМИИ У ВОДЯНЫХ КРЫС И ДРУГИХ ВИДОВ ЖИВОТНЫХ, ВЫСОКОЧУВСТВИТЕЛЬНЫХ К ЭТОЙ ИНФЕКЦИИ

Т. Н. ДУНАЕВА и *Н. Г. ОЛСУФЬЕВ*

Лаборатория туляремии отдела природноочаговых инфекций Института эпидемиологии и микробиологии Академии медицинских наук СССР (Москва)

При изучении природной очаговости туляремии исследователей постоянно занимал вопрос о сохранении возбудителя в межэпизоотический период.

Как известно, начало изучения естественных носителей туляремийной инфекции в природе было положено в СССР Д. А. Головым, А. Н. Князевским, В. А. Бердниковым и В. Е. Тифловым (1928). Эти авторы в 1928 г. впервые выделили на реке Урал культуры Bacterium tularense от водяных крыс. В своей работе авторы указали, что у этого вида грызуна туляремия протекает в подострой форме. Основанием для такого заключения послужило обнаружение у 38 из 96 (40%) исследованных крыс, в подавляющем большинстве добытых живыми, патологоанатомических изменений в виде осумкованных гнойников под кожей, нагноения лимфатических узлов, увеличения селезенки, некротических узелков в паренхиматозных органах и т. д. При этом биологическим путем было выделено всего три культуры B. tularense.

В 1929 г. М. М. Воронкова обследовала в дельте Волги 144 водяных крысы в местах, где 3 года назад наблюдались заболевания людей туляремией, и у 30 крыс (20%) обнаружила патологоанатомические изменения, определенные ею как туляремийные. Возбудитель туляремии ни в одном случае не был выделен (Воронкова, 1929).

В 1931 г. Г. Я. Синай и И. М. Раппопорт в Казахстане обследовали 89 водяных крыс и у 48 (53,9%) обнаружили патологоанатомические изменения. Культуры выделить не удалось; в посевах из органов на свернутую желточную среду рост B. tularense отсутствовал, но в мазках из органов были видны коккобациллы, по мнению авторов, идентичные туляремийным бактериям (Синай, Хатеневер и Левченко, 1936).

С мая по ноябрь 1934 г. П. В. Сомов, Н. К. Гржебина и В. А. Васильева обследовали популяцию водяных крыс в дельте Дона. Из 2098 вскрытых водяных крыс авторы обнаружили патологоанатомические изменения в виде увеличения селезенки у 5% зверьков, у 1% зверьков были найдены осумкованные гнойники или «...рубцово измененные остатки на месте бывших, по-видимому, некрозов неизвестного нам происхождения» (Сомов, Гржебина и Васильева, 1937). Авторы считали эти изменения подозрительными на туляремию. Бактериологическому исследованию (с применением биологических проб на морских свинках) было подвергнуто 595 водяных крыс, причем было выделено три культуры B. tularense (две в мае и одна в июне). За весь период работы было найдено только два трупа водяных крыс, исследование которых на туляремию не дало положительного результата. На основании этих данных авторы сформулировали вывод о том, что «...инфекционные процессы в межэпизоотический период, по-видимому, протекают скрыто, хронически, почти не вызывая гибели животных».

Летом 1935 г. В. П. Джанполадова, обследуя водяных крыс в дельте Дона, произвела вскрытие 988 зверьков, из них 103 были доставлены живыми и погибли в течение 1—9 дней содержания в лаборатории. Исследована на туляремию была только часть водяных крыс (не указано сколько), в основном имевших «...типичную для туляремии патологоанатомическую картину», за которую В. П. Джанполадова принимала следующие изменения: «...лимфатические железы увеличены в 2—3 раза, геморрагичны (встречались осумкованные гнойники величиной с фасоль и больше, при

разрезе коих вытекал гной желтовато-беловатого цвета). Печень увеличена в 2—3 раза, гиперемирована, иногда глинистого цвета, содержит небольшое количество некротических участков, плотна, покрыта узелками различной величины. Селезенка увеличена в 2—3 раза, розового цвета». Посевы от водяных крыс были во всех случаях отрицательны, в трех анализах через биопробных животных были выделены культуры B. tularense. Основываясь на том, что культура туляремийных бактерий в одном случае была выделена на третьем пассаже от 35 водяных крыс, не имевших патологоанатомических изменений, а в другом случае — через биопробу от четырех водяных крыс, погибших вскоре после поимки, В. П. Джанполадова приходит к выводу, что этим «...определена возможность латентной инфекции среди крыс» и что «... выделение культуры из водяных крыс с латентной и явной инфекцией удается при применяемой нами методике после нескольких пассажей через белых мышей» (Джанполадова, 1937).

В дальнейшем идею о латентном течении туляремии у водяных крыс поддержали многие авторы, а некоторые исследователи распространили данное предположение и на других грызунов, объясняя этим отсутствие среди них выраженных эпизоотий в некоторые годы (Воскресенский, 1943; Некипелов, 1946; Карпов, Комарова и Середина, 1941; Свешникова, 1950; Равдоникас, 1952). Мы в своих первоначальных исследованиях также предполагали возможность латентного течения туляремии у некоторых высокочувствительных к туляремии грызунов (Олсуфьев и Толстухина, 1949; Дунаева и Олсуфьев, 1952).

Эта идея вошла в основную литературу по туляремии. Так, Б. В. Воскресенский в книге «Туляремийная инфекция» в главе по эпизоотологии туляремии, основываясь на наблюдениях М. М. Воронковой и П. В. Сомова, приходит к выводу, что «... в межэпизоотические периоды у водяных крыс преобладают длительно протекающие, относительно доброкачественные формы туляремии, при которых, несмотря на наличие патологоанатомических изменений, бактериологический анализ удается с большим трудом». Автор присоединяется к предположению, что благодаря таким хроническим формам заболевания и устанавливается непрерывность туляремийной инфекции среди водяных крыс.

Последующие авторы привлекли эти мало обоснованные утверждения для подкрепления своих взглядов о возможности хронического течения инфекции и у других видов грызунов. Н. В. Некипелов (1943) утверждает, что основным источником возникновения туляремийных эпозоотий среди полевых грызунов являются хронически болеющие обыкновенные полевки. В. В. Кучерук и Т. Н. Дунаева (1948), ссылаясь на предположения и утверждения М. М. Воронковой, П. В. Сомова, Б. В. Воскресенского и Н. В. Некипелова, приводят их как пример изменения резистентности грызунов к туляремии. Высказывания Н. В. Некипелова послужили Н. П. Свешниковой основой для построения гипотезы о неостром течении туляремии у обыкновенных полевок.

С. П. Карпов с сотрудниками (1941) разграничил понятия о хроническом и латентном течении туляремии. В том случае, если авторы выделяли культуры туляремийных бактерий через биопробу от добытых в природе живыми зверьков, не имевших патологоанатомических изменений, они предполагали, что имеют дело с скрытотекущей, латентной инфекцией. Случаи, когда культуры были выделены от зверьков, имевших те или иные патологические изменения, но падеж их в природе не был отмечен, авторы определяют как хроническое течение инфекции.

Недостаточная изученность эпизоотологии туляремии, а также особенностей патогенеза этой инфекции у диких животных, наряду со слабой разработкой методики лабораторных исследований, оправдывали в свое время появление подобных гипотез.

В настоящее время становится все более ясной малая доказательность наблюдений, послуживших основанием для подобных предположений. Вполне очевидно, что обнаружение у грызунов тех или иных патологоанатомических изменений без бактериологических доказательств еще не говорит об их туляремийном происхождении. В природе у грызунов встречаются гораздо чаще, чем туляремия, эризипелоид, листериоз, стрептококковые заболевания, сальмонеллезы, лептоспироз и, вероятно, другие, еще не изученные инфекции. Достаточно указать, что при исследовании 691 водяной крысы в одном из пойменных очагов туляремии (р. Ока в Серпуховском районе, Московской области) было выделено всего две культуры возбудителя туляремии и 42 культуры Erysipelothrix rhusiopathiae (Дунаева, Емельянова, Кучерук, 1953). Возбудителя эризипелоида часто выделяли от водяных крыс и других мелких млекопитающих также в туляремийном очаге луго-полевого типа на юге Московской области (Олсуфьев и Дунаева, 1951) и в пойменном очаге на Волге близ Сталинграда. Следует отметить большое сходство патологоанатомических изменений у водяных крыс при эризипелоиде и туляремии.

Один из нас (Н. Г. Олсуфьев) при бактериологическом исследовании водяных крыс в Волго-Ахтубинской пойме (Ленинский район, Сталинградской области) обратил внимание на часто встречающееся увеличение селезенки у зверьков в период их интенсивного размножения. Особенно резко была увеличена селезенка у беременных самок — иногда в три-четыре раза. У части крыс под кожей обнаруживались осумкованные гнойники. Самое тщательное исследование крыс с увеличенными селезенками или гнойниками было безуспешным в отношении B. tularense, что указывало на нетуляремийную природу этих изменений. Из осумкованных гнойников посевом на питатель-

ные среды были выделены культуры грамнегативной палочки, не имеющей ничего общего с B. tularense.

Несмотря на довольно частое обнаружение у водяных крыс тех или иных патологоанатомических изменений, за 2 года (1952—1953) при бактериологическом исследовании (с применением биопроб) около 9 тыс. зверьков, добытых на территории Волго-Ахтубинской поймы в паводковый период (апрель—июнь), не было выделено ни одной культуры B. tularense (Олсуфьев, Петров, Ямолова, Михалева, Самсонова и Хлюстова, 1954).

По данным В. Г. Пилипенко (1953), относящимся к дельте Волги, в период наивысшего развития туляремии число зараженных крыс составляло в 1945 г. 4,4% и в 1946 г.—6%. За весь период эпизоотии (5 лет наблюдений) количество больных крыс колебалось от 1 до 2,5%.

Из приведенных примеров видно, что частота обнаружения у водяных крыс тех или иных патологоанатомических изменений, достигающих в отдельных случаях 50% и более, не совпадает с действительной широтой распространения туляремии в популяции грызунов (при отсутствии выраженной эпизоотии). Это расхождение объясняется тем, что в большинстве случаев описанные изменения не связаны с туляремийной инфекцией.

На основании изучения патогенеза туляремии у диких животных и детальной разработки методики лабораторных исследований стали ясными и вполне объяснимыми случаи выделения культур через биопробу от животных, пойманных живыми и не имевших заметных патологоанатомических изменений внутренних органов. Зверьки в этих случаях находились в начальной стадии заболевания, когда посев и бактериоскопия не обнаруживают бактерий, вследствие малой обсемененности исследуемых органов, выявляемой только наиболее чувствительным методом — биологической пробой.

Благодаря работам М. П. Терещенко (1954) и Л. А. Поманской (1957) стала ясной недостоверность выделения культур возбудителя туляремии после многократных пассажей, объясняющаяся неверной методикой работы: ранним (преждевременным) забоем животных первого пассажа для перевивки материала или случайным перенесением бактерий из одного анализа в другой («припассирование»). Многолетний опыт работы с белыми мышами как биопробными животными и детальное изучение у них патогенеза туляремии (Машков и Тараненко, 1950; Терещенко, 1954; Терещенко и Олсуфьев, 1956) показали, что высокая инфекционная чувствительность белых мышей к туляремии обеспечивает их гибель при минимальном содержании бактерий в вводимом материале — единичных клеток B. tularense. Такие результаты получаются при работе со свежевыделенными штаммами, не потерявшими вирулентности в результате выращивания на искусственных питательных средах.

К сожалению, еще и сейчас мы встречаемся с высказываниями, не опирающимися на достоверные данные и потому создающими неверные представления об эпизоотологии туляремии. Так, С. П. Карпов и В. М. Попов (1954) писали: «Туляремия сохраняется в природе в связи с наличием скрытой и хронической инфекции у ряда грызунов. При наличии разреженного поголовья обычно инфекция встречается в виде этих форм, но при увеличении плотности грызунов инфекция переходит в острую форму с большим падежом животных. Этот переход несомненно связан с изменением вирулентных свойств микроба».

Эти высказывания противоречат фактическим данным, доказывающим, что в природе среди различных теплокровных носителей и членистоногих переносчиков циркулируют только штаммы B. tularense, обладающие высокой вирулентностью (Машков, 1949; Олсуфьев, Дунаева, Емельянова и Петров, 1950; Олсуфьев, Кучерук, Макаров, Бородин, Петров и Селянин, 1955; Олсуфьев и Ямолова, 1955; Пилипенко, 1953; Поманская, 1954).

Штаммы высокой вирулентности были выделены в самых различных природных очагах туляремии как в эпизоотический, так и в межэпизоотический периоды, в то время как штаммы с пониженной вирулентностью для высокочувствительных животных до сих пор никем еще не были обнаружены.

Нам известен только один пример изменчивости B. tularense в природных условиях — это его значительно более высокая вирулентность на Американском континенте в сравнении с таковой на территории Европы и Азии. Но эти различия, несомненно, связаны с длительной эволюцией возбудителя в разных условиях существования.

Характер проявления эпизоотии зависит не только от плотности грызунов и определенной частоты и формы контакта между ними (прямого, через переносчиков и т. д.), но и от степени их восприимчивости и чувствительности к данной инфекции. Экспериментально доказано, что отношение животных к туляремии является видовым признаком, не испытывающим сколько-нибудь существенных изменений в различные сезоны года и у особей разного возраста (Дунаева, 1954; Макаров, Макарова и Багаева, 1955).

Исследования некоторых авторов (Свешникова, 1950; Кузнецова, 1956) об изменениях чувствительности к туляремии обыкновенных полевок и водяных крыс выполнены с применением для заражения зверьков музейных штаммов B. tularense пониженной вирулентности. Вирулентность штаммов, используемых для заражения животных, необходимо проверять титрованием не только на белых мышах, но и на белых крысах и морских свинках. Начальные стадии аттенуации штаммов не могут быть с достаточ-

ной четкостью уловлены при титровании на белых мышах вследствие высокой инфекционной чувствительности последних.

По отношению к заражению частично аттенуированными штаммами животные первой группы могут проявлять пониженную чувствительность, степень которой определяется как изменениями вирулентности диссоциирующей культуры, так и физиологическим состоянием особей. По отношению к высоковирулентным (очаговым) штаммам животные первой группы не обладают достаточно эффективными защитными механизмами.

Современные знания по эпизоотологии туляремии находятся на таком уровне, когда никого уже не может удовлетворить эпизоотологическая характеристика очага, сделанная лишь на основании частоты обнаружения патологоанатомических изменений у грызунов (Плахова, 1955).

Приведенные выше предположения различных авторов о латентном или хроническом течении туляремии у водяных крыс и других грызунов, относящихся, по нашей классификации, к высокочувствительным животным (первая группа), не были подтверждены экспериментально.

В 1945 г. В. Г. Пилипенко были проведены опыты по выяснению возможности скрытого бактерионосительства у водяных крыс и значения этого фактора в сохранении туляремии в межэпизоотический период. Автор указывает, что в течение трех осенне-зимних межэпизоотических сезонов было исследовано более 16 000 водяных крыс и только в декабре 1945 г. от них удалось выделить три культуры туляремийных бактерий. По мнению автора этот факт указывает на постоянное существование туляремийной инфекции среди водяных крыс (Пилипенко, 1953). На основании наблюдений, показывающих, что эпизоотии туляремии среди водяных крыс в дельте Волги возникают с наступлением паводка (в мае—июне), В. Г. Пилипенко предположил, что неблагоприятные условия жизни во время паводка вызывают провокацию скрытой инфекции у водяных крыс. Наиболее важным обстоятельством автор считает намокание и охлаждение зверьков вследствие отсутствия у них убежищ.

В опытах В. Г. Пилипенко водяные крысы погибали от острой туляремии при заражении дозой в 1 микробную клетку и выше. Выжило 18 крыс, которым были введены меньшие дозы: 0,25—0,5 микробной клетки (по стандарту ГКИ). Через 64 дня после заражения было проведено охлаждение водяных крыс при намокании, после чего шесть зверьков пало от острой туляремии. Необходимо отметить, что первая крыса была найдена мертвой на другой день после «купания», причем у нее были выражены типичные патологоанатомические изменения, а бактериоскопия мазков из органов обнаружила интенсивное обсеменение бактериями. Остальные крысы погибли на 6, 8 и 9-й день после купания. В ноябре 1946 г. опыт был повторен. 10 водяных крыс, выживших после введения сублетальной дозы (0,25 микробной клетки), спустя 35 дней после начала опыта были подвергнуты охлаждению; через сутки после купания погибли две крысы. Культура туляремийных бактерий была выделена от одной из них через биопробу.

Результаты опытов В. Г. Пилипенко, а также соображения других авторов поставили нас перед необходимостью проверки в эксперименте возможности получения скрытой или хронической инфекции у водяных крыс, обыкновенных полевок и других высокочувствительных к туляремии грызунов.

Этим вопросом занималась также Н. П. Свешникова (1950, 1950а), получившая у обыкновенных полевок «неострое течение туляремийной инфекции». Так как ею был использован музейный штамм с пониженной вирулентностью, то данные этих опытов не могут быть перенесены на закономерности инфекции в природе.

В. П. Боженко и С. Ф. Шевченко (1956) сообщили о получении ими в эксперименте длительного сохранения возбудителя туляремии у животных первой группы — обыкновенных полевок, белых мышей, предкавказских хомяков. В опытах этих авторов была использована культура B. tularense, имевшая пониженную вирулентность, по сравнению со свежевыделенными из природы штаммами. У морских свинок, зараженных этой культурой (путем кормления на них инфицированных в лаборатории иксодовых клещей), наблюдались случаи переболевания с появлением агглютининов в крови (Шевченко, 1956). При заражении вполне вирулентными штаммами выздоровления свинок не бывает.

Напомним, что еще Мак-Кой и Чэпин (G. Mc. Coy and Ch. Chapin, 1912) указывали, что при культивировании на искусственных питательных средах штаммы B. tularense ослабляли вирулентность и уже после семи пересевов такие культуры вызывали у морских свинок подострую форму инфекции с случаями переболевания. Часть морских свинок погибала на 15—28-й день, в то время как при заражении культурами первой, второй и четвертой генерации все свинки погибали на 7—8-й день. Культура 12-й генерации вызывала при накожном заражении переболевание не только морских свинок, но и белых мышей. Американские авторы для экспериментальной работы поддерживают вирулентность штаммов пассажами через животных.

В нашей лаборатории опыты по выяснению возможности латентного течения туляремии у высокочувствительных животных велись с 1947 г. Для заражения мы применяли свежевыделенные в очаге высоковирулентные культуры B. tularense или же нативные штаммы № 503 и 9, поддерживавшиеся в лаборатории путем непрерывных пассажей на морских свинках (штамм № 503) и белых мышах (штамм № 9). Мини-

мальная полная смертельная доза (DCLM) наших штаммов составляла для белых мышей и морских свинок (при подкожном введении) одну микробную клетку (по оптическому бактерийному стандарту ГКИ), а для белых крыс — 100 млн.— 1 млрд. микробных клеток.

Животных мы заражали подкожно, внутрикожно, через рот и кормлением на них инфицированных нимф иксодовых клещей — Dermacentor marginatus и Rhipicephalus rossicus. При подкожном и внутрикожном заражении зверьки закономерно погибали от дозы в 1 микробную клетку и выше. При введении дальнейших разведений суспензии культуры, соответствующих дозам 0,5, 0,2 и 0,1 микробной клетки по оптическому бактерийному стандарту, часть зверьков выживала. При алиментарном заражении обыкновенные полевки погибли все от дозы в 1 млн. микробных клеток, а от меньших доз (1000—100 000 микробных клеток) большинство полевок выжило. Кормление на полевках по одной зараженной нимфе вызывало гибель лишь части особей. Зараженность нимф устанавливалась подкожным введением белым мышам суспензии из отпавшей нимфы. Опыты по кормлению и исследованию клещей проведены В. Г. Петровым.

В наших опытах выжило и находилось под дальнейшим наблюдением 232 обыкновенных полевки, 46 степных пеструшек, 98 водяных крыс, 16 мышей-малюток и 34 белых мыши, всего 426 животных. Все эти виды относятся по нашей классификации к первой группе и имеют в высокой степени сходное отношение к туляремийной инфекции.

Животные находились под наблюдением от 1 до 3 мес. В целях провокации у них туляремии мы применяли различные ослабляющие факторы — охлаждение при намокании (купание в воде со льдом), неполноценное питание (автоклавированный корм, кормление одной свеклой), затем голодание, а также заражение сублетальными и летальными дозами возбудителей других инфекций — эризипелоида и паратифа Бреслау.

Охлаждение обыкновенных полевок мы сопровождали измерением у них температуры тела при помощи термопары. Охлаждение было очень значительным, и температура тела намокших и потерявших подвижность зверьков падала до 23—26°, а в некоторых случаях — даже до 18°. Через несколько часов после купания температура тела зверьков восстанавливалась и они выживали, что вполне закономерно для пойкилотермных животных, какими являются полевки (Рюмин, 1939).

Ни в одном случае мы не получили у животных провокации туляремии. Павших или забитых зверьков подвергали тщательному бактериологическому исследованию с применением посевов, бактериоскопии и биологических проб. Во всех без исключения случаях для биологических проб мы использовали белых мышей, вводя им подкожно испытуемый материал. Серологические и иммунологические исследования, проведенные у некоторых видов, показали, что у них в сыворотке крови нет специфических агглютининов (водяные крысы), не выражена кожная аллергическая проба (водяные крысы, степные пеструшки), а также отсутствует иммунитет к заражению дозой в 1—10 микробных клеток B. tularense (водяные крысы, степные пеструшки, обыкновенные полевки, мыши-малютки, белые мыши).

Тщательное исследование обыкновенных полевок, выживших после кормления на них инфицированных нимф иксодовых клещей, также не обнаружило у них ни бактерионосительства, ни иммунитета к последующему заражению несколькими DCLM вирулентной культуры B. tularense.

Опыты на домовых мышах, проведенные М. П. Терещенко (1956) с целью выяснения у них латентной или хронической туляремийной инфекции после заражения сублетальными дозами вирулентной культуры, дали полностью отрицательный результат, что совпадает с нашими вышеприведенными данными.

Остановимся несколько подробнее на опытах с водяными крысами — видом, который особенно привлекал внимание сторонников латентного течения туляремии. В наших опытах, так же как и в опытах В. Г. Пилипенко, водяные крысы проявляли высокую чувствительность к туляремии, закономерно погибая от острой инфекции при подкожном введении дозы в 1 микробную клетку и выше по оптическому бактерийному стандарту. В опытах, проведенных в 1947—1950 гг., выжило всего 17 крыс при введении им дозы, меньшей, чем 1 DCLM. Применение методики охлаждения при намокании не вызвало у них провокации туляремийной инфекции.

В сентябре—октябре 1954 г. опыты были поставлены на большом количестве водяных крыс (131 особь). Заражение проведено внутрикожно, дозами от 0,1 до 10 микробных клеток. Погибло от туляремии 49 водяных крыс на 7—13-е сутки после заражения. Кроме того, на 9—26-й день от начала опыта погибло 11 крыс, у которых туляремия не была установлена. У большинства из них отмечено резко выраженное некротическое изменение почек невыясненной этиологии, так как бактериологическое

Результаты повторного подкожного заражения туляремийной культурой водяных крыс в сопоставлении с первичным заражением степных пеструшек и белых мышей

Доза заражения (микробных клеток)	Водяные крысы			Степные пеструшки			Белые мыши		
	заражено	пало	средн. срок гибели в сутках	заражено	пало	средн. срок гибели в сутках	заражено	пало	средн. срок гибели в сутках
0,1	10	6	9,0	10	6	8,0	10	8	7,4
0,5	10	10	7,8	10	10	7,6	10	10	7,1
1	10	10	7,4	10	10	7,2	10	10	7,1
10	15	15	6,6	10	10	7,0	10	10	6,8

исследование не обнаружило патогенных микробов, в том числе и туляремийных.

Исследование девяти крыс, убитых на 20-е сутки от начала опыта, не обнаружило у них бактерионосительства и в сыворотке крови у них не были найдены специфические антитела.

Оставшиеся 62 крысы были подвергнуты охлаждению при намокании. Купание проводили в течение 3 дней (каждый раз купали по 10—12 мин., до потери подвижности). 31 крысу охлаждали на 30, 31 и 32-й день после заражения, остальных — на 35, 36 и 37-й день опыта. Так как после охлаждения крысы на протяжении последующего периода содержания не проявили признаков инфекции и все выжили, они были подвергнуты дальнейшим исследованиям.

Семь крыс были убиты на 43-й день от начала опыта («заражения») и через 13 дней после купания, 10 крыс исследованы на 60-й день от начала опыта и через 30 дней после купания. Бактериологическое исследование с применением посева и биологической пробы не обнаружило у них возбудителя туляремии. При постановке реакции агглютинации специфические антитела не были найдены.

Остальные 45 крыс были подвергнуты контрольному заражению вирулентной туляремийной культурой штамма № 503 с целью определения у них наличия иммунитета. Заражение было произведено на 45-й и 62-й день после начала опытов (первого заражения) подкожно, дозами в 0,1, 0,5 и 1 и 10 микробных клеток. Каждой дозой заражено по 10 крыс, а последней дозой (10 микробных клеток) 15 крыс.

Одновременно с крысами были заражены теми же дозами степные пеструшки и белые мыши, что дало возможность провести сравнение степени инфекционной чувствительности у трех указанных видов (см. таблицу).

Все без исключения крысы, так же как все пеструшки и белые мыши, погибли от острой туляремии при введении им дозы в 0,5 микробной клетки и выше, тогда как от дозы в 0,1 микробной клетки часть животных каждого вида выжила. Сроки гибели крыс от дозы в 0,5 микробной клетки практически не отличались от таковых при тех же дозах заражения других видов животных и лишь от дозы в 0,1 микробной клетки наметилась небольшая разница, но в пределах в среднем 1—1,6 суток, зависящая от индивидуальных отклонений (одна из крыс погибла на 11-е сутки), свойственных всем видам животных первой группы.

Таким образом, в этом опыте мы не смогли обнаружить у водяных крыс какого-либо иммунитета к туляремии и, следовательно, признаков перенесенной инфекции. Этот опыт еще раз подтвердил большое сходство степени инфекционной чувствительности у различных представителей первой группы животных.

Интенсивность септицемии в органах павших крыс была так же велика, как у других видов, что уже было показано нами в предыдущих работах (Дунаева и Олсуфьев, 1952). Специальные опыты (с применением метода титрования на белых мышах) по определению количества бактерий в различных органах павших водяных крыс показали, что интенсивность обсеменения селезенки и крови у них полностью совпадает с интенсивностью обсеменения, свойственной всем животным первой группы, характеризуясь высокой цифрой в 10—100 млрд. микробных клеток на 1 *г* ткани селезенки и 10 млрд. микробных клеток на 1 *мл* крови.

Таким образом, нет никаких оснований выделять водяную крысу из группы высокочувствительных животных и предполагать возможность латентного или хронического течения инфекции у особей этого вида. Исключительная инвазионная способность туляремийного микроба обусловливает развитие генерализованной инфекции у всех высокочувствительных животных, а также и у животных второй группы, при заражении единичными, вполне вирулентными бактериями. Генерализация инфекции у животных первой группы, не обладающих сколько-нибудь эффективными защитными механизмами, всегда ведет к гибели зверька. Высказанное нами ранее (Дунаева и Олсуфьев, 1952) предположение, что в опытах В. Г. Пилипенко у водяных крыс происходило удлинение инкубационного периода, не подтвердилось при проведении наших опытов, так как у убитых водяных крыс, мы ни разу не обнаружили бактерионосительства.

Наши опыты по выяснению возможности латентного течения туляремии у высокочувствительных животных, проведенные на большом количестве животных разных видов, вполне убедительно показали, что у особей этой группы, выживших после введения сублетальных доз вирулентной культуры B. tularense, не наблюдалось ни хронической инфекции, ни удлинения периода ее инкубации, а следовательно, не было условий для последующего обострения инфекции. Эти особи оставались живыми потому, что они не заразились.

Применяемые для подкожного и внутрикожного введения так называемые «сублетальные» дозы (0,1—0,5 микробной клетки по стандарту) не всегда содержат живых бактерий (Емельянова, 1951). При алиментарном введении заражение животных возможно лишь массивными дозами возбудителя, так как при поглощении небольшого количества бактерий последние погибают, вследствие бактерицидного действия желудочного сока (Савельева, 1954).

Наши данные согласуются с опытами Н. А. Гайского (1944), который, применяя вполне вирулентные штаммы туляремийных бактерий, не обнаруживал иммунитета у морских свинок или белых мышей, выживших после подкожного введения им сублетальных доз.

Опыты В. Г. Пилипенко и его заключение, что туляремийный микроб при определенных условиях способен продолжительное время существовать в организме водяных крыс, не были подтверждены нашими экспериментами. Самим автором не высказано никаких соображений по объяснению механизма длительного бактерионосительства у водяных крыс, особенно в сопоставлении с опубликованными данными о закономерностях течения туляремии у высокочувствительных животных. Ссылка на бактерионосительство у полевой мыши никак не подтверждает возможности его у водяных крыс, так как полевая мышь по инфекционной чувствительности к туляремии относится ко второй, а не к первой группе.

Не останавливаясь на деталях опытов В. Г. Пилипенко, отметим лишь,

что гибель водяной крысы (№ 125) на другой день после купания (охлаждение 26 апреля, найдена мертвой 27 апреля) с интенсивным обсеменением органов туляремийными бактериями не согласуется с предположением автора о провоцирующем действии охлаждения. Для развития инфекции до терминальной фазы требуется определенное время. В наших опытах даже при подкожном введении колоссального количества бактерий (1 млн. микробных клеток), когда генерализация инфекции наступает уже через несколько часов, гибель водяных крыс происходит только на 5-е сутки.

Таким образом, гибель первой крысы не может быть связана с провокацией у нее латентной инфекции при охлаждении, а определялась какими-то другими причинами. В отношении гибели последующих крыс можно предположить, что они заразились от крысы № 125, возможно, во время купания или постановки внутрикожной пробы, которую автор применил накануне купания крыс.

В октябре — декабре 1957 г. комиссией в составе: Т. Н. Дунаевой, В. Г. Пилипенко, А. П. Самсоновой, Т. А. Щекиной и Н. С. Ямоловой были проведены опыты по заражению водяных крыс туляремией и выявлению возможности провокации у них инфекции. Из 243 водяных крыс, бывших в опытах, погибло от туляремии 183. Выжило 55 водяных крыс из числа тех, которым были введены дозы в 0,1—0,2 и 0,5 микробных клеток. Через 50—60 дней после начала опытов 48 водяных крыс было подвергнуто охлаждению при намокании. Ни в одном случае не было получено провокации инфекции у водяных крыс.

Бактериологическое исследование (посевом и биопробами) органов водяных крыс, убитых на 15 —17-й день после охлаждения, не обнаружило носительства туляремийного микроба.

В настоящее время следует считать доказанной невозможность латентного течения туляремии у водяной крысы и других типичных животных первой группы.

Проведенное за последние годы нами и другими авторами детальное изучение природных очагов туляремии в сочетании с экспериментальными исследованиями объяснило многие вопросы эпизоотологии этой инфекции. К настоящему времени накопилось уже достаточно фактических данных, указывающих на то, что в природных очагах туляремии основное значение хранителей инфекции в межэпизоотические периоды принадлежит иксодовым клещам, в отличие от грызунов, играющих роль «горючего материала» в периоды эпизоотий или спорадической заболеваемости.

Пойменный тип очага и его дельтовый вариант не составляют в этом отношении исключения, о чем свидетельствуют результаты наших исследований в пойме Оки и Волго-Ахтубинской пойме, а также исследования В. П. Боженко с сотрудниками в дельте р. Дона.

Можно не сомневаться, что в дельте Волги, так же как и в вышерасположенной Волго-Ахтубинской пойме, отдельные менее затопляемые участки заселены видами иксодовых клещей, представляющими собой переносчиков и хранителей B. tularense. Следовательно, механизмы поддержания природного очага туляремии здесь те же, что и в других местах, т. е. при непременном участии иксодовых клещей. В подтверждение этого мнения мы можем сослаться на недавно опубликованную работу В. Г. Пилипенко и К. И. Деревянченко (1955), в которой сообщается об обнаружении в дельте Волги на зайцах клещей Hyalomma plumbeum, зараженных B. tularense.

В. Б. Дубинин (1953) отмечает для дельты Волги нахождение ряда видов клещей, известных в качестве переносчиков туляремии.

Наряду с иксодовыми клещами, в поддержании очагов могут, видимо, участвовать также гамазовые клещи из семейства Dermanyssidae (Нельзина, 1957).

Известно, что во время паводка в пойме происходят значительные миграции не только водяных крыс, но и других животных, и перемешивание различных популяций грызунов осуществляется весьма широко. Это явление может обусловить занос инфекции из стойких (клещевых) очагов в участки, где клещи отсутствуют.

Современный уровень знаний структуры природных очагов туляремии и закономерностей распространения и сохранения в них инфекции расшифровывает особенности эпизоотологии туляремии на основании достоверных, научно обоснованных фактов и позволяет отказаться от сомнительных предположений о латентной форме туляремии у водяной крысы как причине существования пойменного (и его варианта — дельтового) очага туляремии.

Выводы

1. Опыты на водяных крысах, обыкновенных полевках, степных пеструшках, мышах-малютках и домовых мышах, поставленные с применением высоковирулентных «очаговых» штаммов B. tularense, не подтвердили возможности получения у перечисленных видов животных скрытой или хронической инфекции при введении так называемых «сублетальных» доз и последующего ее обострения под влиянием провокации охлаждением (при намокании), неполноценного кормления и т. д.

2. Часто обнаруживаемые в естественных условиях у водяных крыс патологоанатомические изменения могут наблюдаться при ряде других инфекций, свойственных крысам, и поэтому без бактериологических данных не могут рассматриваться как доказательство латентной или хронической туляремии.

3. Экспериментальные данные в сочетании с эпизоотологическими наблюдениями в пойменных очагах не подтверждают мнения В. Г. Пилипенко и других авторов о том, что поддержание очагов этого типа осуществляется вследствие наличия у водяных крыс латентных или хронических форм туляремии.

ЛИТЕРАТУРА

В. П. Боженко и С. Ф. Шевченко, 1956. К вопросу о хранении B. tularense в природных очагах туляремии, Тезисы докл. конф. по заболеваниям с природн. очаговостью, Томск.

Воронкова М. М., 1929. Обследование на туляремию водяных крыс в Астраханском районе, Вестн. микробиол., эпидемиол. и паразитол., т. VIII, № 4.

Воскресенский Б. В., 1943. Эпизоотология туляремии, В кн. «Туляремийная инфекция».

Гайский Н. А., 1944. Туляремийная вирус-вакцина, ее получение и применение.

Голов Д. А., Князевский А. Н., Бердников В. А. и Тифлов В. Е., 1928. Чумоподобные заболевания (туляремия) на реке Урал в Оренбургской и Уральской губернии весной 1928 г., Вестн. микробиол., эпидемиол. и паразитол., т. VII, № 3.

Джанполадова В. П., 1937. Туляремийная эпизоотия среди водяных крыс и ее связь с эпизоотией мышей, Изв. Азово-Черноморск. краев. н.-иссл. ин-та микробиол. и эпидемиол., вып. 16.

Дубинин В. Б., 1953. Паразитофауна мышевидных грызунов и ее изменения в дельте Волги, Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, XV.

Дунаева Т. Н., 1954. Экспериментальное исследование туляремии у диких животных (грызунов, хищных и насекомоядных) как основа изучения природных очагов этой инфекции, Зоол. журн., т. XXXIII, вып. 2.

Дунаева Т. Н., Емельянова О. С., Кучерук В. В., 1953. Изучение эпизоотии эризипелоида среди водяных крыс в природных условиях, Вопр. краев., общ., эксперимент. паразитол. и мед. зоол., т. VIII.

Дунаева Т. Н. и Олсуфьев Н. Г., 1952. О восприимчивости и инфекционной чувствительности к туляремии некоторых видов полевок (подсемейства Microtinae). Зоол. журн., т. XXXI, вып. 3.

Емельянова О. С., 1951. Микробиология туляремии, М.

Карпов С. П., Комарова А. Ф. и Середина В. И., 1941. Причины эндемичности туляремии, ЖМЭИ, № 12.
Карпов С. П. и Попов В. М., 1954. Эпидемиология инфекций с природной очаговостью в Сибири, основные пути их изучения и меры борьбы с ними, Вопр. краев. патол., фитонцидов и производства бакпрепаратов, Томск.
Кузнецова Л. И., 1956. Сезонная чувствительность водяных крыс к туляремийной инфекции, Тезисы докл. конф. по заболеваниям с природн. очаговостью, Томск.
Кучерук В. В. и Дунаева Т. Н., 1948. Материалы по динамике численности полевки Брандта, Матер. по грызунам, вып. 3.
Макаров Н. И., Макарова Е. П. и Багаева В. Г., 1955. Сезонная и возрастная инфекционная чувствительность малого суслика (Citellus pygmaeus) к туляремии, Зоол. журн., т. XXXIV, вып. 3.
Машков А. В., 1949. Серологические свойства и вирулентность туляремийных культур разного происхождения, ЖМЭИ, № 2.
Машков А. В. и Тараненко А. Ф., 1950. К вопросу о распространении возбудителя и о динамике патологогистологических изменений в организме белых мышей при экспериментальной туляремийной инфекции, ЖМЭИ, № 6.
Некипелов Н. В., 1943. Эпизоотология туляремии в средней полосе Европейской части РСФСР, Дис., М. — 1946. О сравнительном значении некоторых грызунов в сохранении возбудителя туляремии в природе, Изв. Иркутск. гос. противочумн. ин-та Сибири и Дальнего Востока, т. VI.—1946а. Об эпизоотии туляремии, ЖМЭИ, № 11.
Олсуфьев Н. Г. и Дунаева Т. Н., 1951. Об эпизоотии рожистой инфекции (эризипелоида) среди грызунов и насекомоядных, Вопр. краев. общ. и эксперимент. паразитол. и мед. зоол., т. VII.
Олсуфьев Н. Г., Дунаева Т. Н., Емельянова О. С., Петров В. Г., 1950. Изучение свойств B. tularense и его биологических взаимоотношений с животными носителями и клещами-переносчиками, Вестн. АМН СССР, № 3.
Олсуфьев Н. Г., Кучерук В. В., Макаров Н. И., Бородин В. П., Петров В. Г. и Селянин Е. И., 1955. О структуре природного очага туляремии пойменного типа, ЖМЭИ, № 4.
Олсуфьев Н. Г., Петров В. Г., Ямолова Н. С., Михалева В. А., Самсонова А. П. и Хлюстова А. И., 1954. О роли клещей Dermacentor marginatus Sulz. в поддержании туляремийной инфекции в природном очаге пойменного типа, Зоол. журн., т. XXXIII, вып. 2.
Олсуфьев Н. Г. и Толстухина Е. Н., 1949. Опыт длительного наблюдения за очагом туляремии путем исследования пастбищных клещей, Вопр. краев., общ. и эксперимент. паразитол., т. 6.
Олсуфьев Н. Г. и Ямолова Н. С., 1955. О вирулентности штаммов туляремийных бактерий, выделенных прямым посевом от собранных в природе клещей Dermacentor marginatus, ЖМЭИ, № 8.
Пилипенко В. Г., 1953. Динамика туляремийных эпизоотий среди водяных крыс и связь их с факторами внешней среды в очаге дельтового типа, Сб. научн. работ Приволжской противоэпид. ст., вып. 1. — 1953а. О скрытом бациллоносительстве у водяных крыс при туляремии и значении этого фактора в сохранении туляремийной инфекции в межэпизоотический период, там же.
Пилипенко В. Г. и Деревянченко К. И., 1955. Случай обнаружения на зайце русаке нимф клеща Hyalomma plumbeum, зараженных возбудителем туляремии, ЖМЭИ, 4.
Плахова В. Б., 1955. Материалы к изучению водных очагов туляремийной инфекции, II межобластн. научно-практическ. конф. по заболеваниям с природн. очаговостью, Тезисы докл., Томск.
Поманская Л. А., 1954. Характеристика штаммов B. tularense, выделенных во время зимней эпизоотии на мышевидных грызунах, ЖМЭИ, № 3.—1957 г. Обеззараживание объемистых кормов и зернофуража, инфицированных возбудителем туляремии, Автореф. дисс.
Равдоникас О. В., 1952. К вопросу о природном резервуаре туляремийного микроба, Тр. Омск. обл. ин-та эпидемиол. и микробиол., сб. 1.
Рюмин А. В., 1939. Температурная чувствительность позвоночных и пути возникновения теплокровности. Сб. научн. студенческ. работ МГУ, вып. 6.
Савельева Р. А., 1954. Материалы к изучению патогенеза абдоминальной формы туляремии, Автореф. дисс.
Свешникова Н. П., 1950. Чувствительность серой полевки к туляремийной инфекции, Тр. Томск. обл. ин-та микробиол., эпидемиол. и инфекц. болезней, т. IV. — 1950а. Особенности течения экспериментальной туляремии у серых полевок при пероральном заражении малыми дозами, там же.
Синай Г. Я., Хатеневер Л. М. и Левченко Л. А., 1936. Туляремия.
Сомов П. В., Гржебина Н. К., Васильева В. А., 1937. К эпидемиологии и эпизоотологии туляремии. Изв. Азово-Черноморск. ин-та «Микроб.», 16.
Терещенко М. П., 1954. О восприимчивости и инфекционной чувствительности к туляремии домовых мышей при разных способах заражения, Изв. Иркутск. н.-иссл. противочумн. ин-та Сибири и Дальнего Востока, т. XII.—1956. О влиянии факторов

внешней среды на восприимчивость и инфекционную чувствительность к туляремии домовой мыши, Зоол. ж., т. XXXV, вып. 6.

Терещенко М. П. и Олсуфьев Н. Г., 1956. К оценке эффективности различных методов обнаружения туляремийных бактерий при экспериментальной туляремии у белых мышей, ЖМЭИ, № 2.

Шевченко С. Ф., 1956. Роль клеща Rhipicephalus rossicus Iak. et Iak. в некоторых природных очагах туляремии, Тр. Ростовск. на-Дону гос. н.-и. противочумн. ин-та, т. 11.

McCoy G. and Chapin Ch., 1912. Studies of plague, a plague-like disease and tuberculosis among rodents in California. V. B. tularense—the cause of plague-like disease of rodents, Publ. Health Bull., No. 53.

ON THE PROBLEM OF THE POSSIBILITY OF LATENT OR CHRONIC COURSE OF TULAREMIA IN ARVICOLA TERRESTRIS AND OTHER ANIMAL SPECIES HIGHLY SUSCEPTIBLE TO THIS INFECTION

T. N. DUNAYEVA and *N. G. OLSUFYEV*

Laboratory of Tularemia, Department of Natural Nidal Infections, Institute of Epidemiology and Microbiology, Academy of Medical Sciences of the USSR (Moscow)

Summary

Detailed bacteriological, serological and immunological study of 426 animals belonging to 5 species (Arvicola terrestris, Microtus arvalis, Lagurus lagurus, Micromys minutus and Mus musculus) which survived the injection of sublethal doses of the virulent strain of B. tularense did not show any traces of illness or of latent tularemia infection. The experiments proved high infections susceptibility of these species to tularemia and the impossibility to reproduce chronic or latent tularemia in the above species when infecting with highly virulent (nidal) strains of B. tularense.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1958, том XXXVII, вып. 3

ДОМАШНИЕ ЛОСИ НА НАСКАЛЬНЫХ РИСУНКАХ В СИБИРИ

В. Н. СКАЛОН и П. П. ХОРОШИХ

Восточно-Сибирский отдел Географического общества СССР (Иркутск)

Лось принадлежит к крупнейшим диким копытным животным Палеарктики. Будучи с древнейших времен одним из основных охотничьих животных народов нашей страны, лось с давних пор привлекал внимание человека как объект одомашнивания.

Этот мощный олень очень быстр на бегу, обладает способностью легко преодолевать все таежные препятствия, включая топкие болота, и кажется великолепным верховым и упряжным животным. Уже в течение нескольких столетий известно множество попыток одомашнивания лося в Северной Европе и в Сибири. В нашей стране за последние десятилетия сделано много настойчивых попыток добиться разведения лося в неволе и организации его хозяйственного использования. Эта задача облегчается тем, что лосята необыкновенно легко привыкают к человеку и становятся совсем ручными. И все-таки лосеводства нигде не существует, и это животное ни в одной стране не вошло в культуру. В неволе лось оказывается слишком нежным, мало выносливым животным, и одомашнивание его не выходит из стадии опытов.

Изучение изображений лося, которыми богаты наскальные рисунки (писаницы) Сибири, позволяет заключить, что попытки одомашнивания лося у народов Сибири уходят в очень далекое прошлое. В подтверждение этого заключения приведем некоторые из наскальных рисунков Сибири, где лось показан в упряжке, под седлом, в загородках и на пастбищах. Эти рисунки резко отличаются от изображений лосей в охотничьих сценах, весьма распространенных на сибирских писаницах. Многие из них нами были осмотрены лично во время поездок по территории Сибири.

Рис. 1. Лось в узде. Лось изображен бегущим характерной для этого животного размашистой рысью. Хорошо соблюдена пропорция корпуса лося, верно переданы широкие рога, морда и горб на спине. Вдоль и поперек морды лося проведены линии, изображающие узду. Рисунок высечен на каменной плите у скалы Ялбак-таш, расположенной в юго-восточной части Горно-Алтайской автономной области, на правом берегу р. Чуи, между поселками Чибит и Ядро. Писаница открыта в 1912 г. художником Д. И. Кузнецовым.

Размер фигуры — 15×21 *см*. Рисунок относится к числу «скифо-сибирских» звериных изображений (Хороших, 1949).

Рис. 2. Поимка лося. Один из всадников показан сидящим на лосе с икрюком в руках. Икрюк — это приспособление, сделанное из ременной петли на конце длинного шеста для закидывания на голову животного. Художник правильно изобразил морду и рога лося. Всадник наклонился вперед и забрасывает петлю (икрюк) на спокойно идущего лося. Второй всадник показан на лошади, также с икрюком. Изображение представляет не сцену охоты, так как ни догнать на лошади, ни заарканить дикого

лося нельзя: бег лося гораздо быстрее лошадиного, а кроме того, лоси живут, главным образом, в чаще леса, где скорая езда верхом, тем более тропой, невозможна. Помимо этого, если даже заарканить дикого лося, то удержать его на аркане невозможно из-за его большой силы и тяжести.



Рис. 1. Лось в узде. Рисунок на скале в местности Ялбак-таш (Алтай)
Зарисовка Д. И. Кузнецова
(1/10 натуральной величины)

Рисунок высечен на скале по правому берегу р. Лены в местности «Шишкинская шаманка» в 18 *км* ниже пос. Качуг. Сцена ловли лося занимает до 2 $м^2$. Рисунок относится к группе курыканских изображений (VI—IX вв. нашей эры). Зарисовка П. П. Хороших в 1947 г.



Рис. 2. Поимка ручного лося. Пастухи с арканами. Скала в местности «Шишкинская шаманка» (р. Лена)
Зарисовка П. П. Хороших (3/20 натуральной величины)

Рис. 3. Всадник на лосе. Лось бежит спокойным аллюром. Силуэт рогатого ездового животного не оставляет сомнения в том, что художник имел в виду именно лося. Что это не олень, доказывают характерные очертания морды, рога, приподнятой передней части тела и очень большие размеры животного. Рисунок вырезан по контуру на скале, сложенной из красно-бурого песчаника, по правому берегу р. Лены вблизи дер. Картухай, в 30 *км* ниже пос. Качуг. Размер рисунка — 21×32 *см*. Рисунок относится к курыканскому времени. Зарисован в 1948 г. В. Н. Скалоном.

Рис. 4. Спокойно шагающий лось. Позади изображена фигура человека, стоящего неподвижно. Очевидно, изображен ручной лось, не боящийся человека. Рисунок сделан красной краской на скале в местности «Скорописный камень» на р. Оке (левый приток р. Ангары) у дер. Заваль. Писаница открыта М. Р. Полесских в 1949 г. Размер фигуры лося — 18×35 *см*. М. Р. Полесских относит писаницу к новокаменному веку (Полесских, 1949).

Рис. 5. Загон ручного лося верхом на лошади. Справа внизу изображен загон. Рисунок высечен на скале в местности «Шишкинская шаманка» по правому берегу р. Лены в 18 *км* ниже пос. Качуг. Вся сцена загона занимает площадь около 3 $м^2$. Рисунок относится к числу курыканских. Зарисовка П. П. Хороших в 1947 г.



Рис. 3. Всадник на лосе. Скала у дер. Картухай (р. Лена)

Зарисовка В. Н. Скалона (3/20 натуральной величины)



Рис. 4. Ручной лось в спокойной позе. Скала в местности «Скорописный камень» на р. Оке

Зарисовка М. Р. Полесских (1/9 натуральной величины)



Рис. 5. Загон ручного лося. Справа внизу изображен загон. Скала в местности «Шишкинская шаманка» (р. Лена)

Зарисовка П. П. Хороших (1/8 натуральной величины)

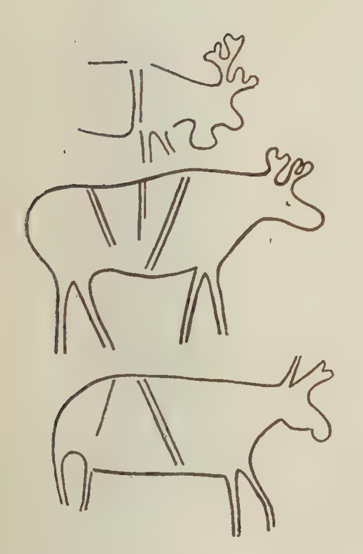


Рис. 6. Лоси в упряжке. Скала у утеса Кармагул (р. Ангара)

Зарисовка А. Д. Фатьянова (1/8 натуральной величины)



Рис. 7. Спокойно стоящий ручной лось с уздой. Скала в местности «Шишкинская шаманка» (р. Лена)

Зарисовка П. П. Хороших (1/12 натуральной величины)



Рис. 8. Лось с поднятой головой и с уздой. Скала по р. Оке у Большеокинского порога

(1/6 натуральной величины)

Рис. 6. Лоси в упряжке, нарисованные красной краской на утесе Кармогул по правому берегу р. Ангары выше дер. Каменка. Писаница зарисована участником Ангарской археологической экспедиции Иркутского музея 1935 г. А. Д. Фатьяновым. Размер фигуры — 20×32 *см*. По определению А. П. Окладникова, данный рисунок относится к бронзовому веку.

Рис. 7. Крупный лось — самец, понуро стоящий, с уздой. Повод узды свисает к земле. Фигура лося высечена на скале, сложенной из красно-бурого песчаника, на правом берегу р. Лены в местности «Шишкинская шаманка», в 18 *км* ниже пос. Качуг. Размер фигуры — 40×68 *см*. Рисунок, по-видимому, относится к группе курыканских изображений. Зарисовка П. П. Хороших в 1948 г.

Рис. 8. Лось с поднятой головой, с которой спускается узда с двумя поводами. Изображение высечено на известняковой скале р. Оки (левый приток р. Ангары), в 6 *км* выше Большеокинских порогов. Зарисован А. Пласковицким в 1888 г. Судя по другим рисункам, нарисованным на этой же скале, фигура лося может быть отнесена к ранней поре железного века (Пласковицкий, 1888).

Рис. 9. Самка лося с элементами упряжки в виде хомута на шее. Рисунок высечен на гладкой поверхности известняковой скалы, расположенной на Каменных островах р. Ангары, в 12 *км* ниже дер. Егоровой. Размер фигуры лося —50 × 130 *см*. Изображение относится, по-видимому, к концу новокаменного века или крайней бронзе. Писаница обнаружена в 1938 г. Н. В. Тюменцевым.

Рис. 10. Ручной молодой (с зачаточными рогами) лось. Через его шею и спину переброшены икрюки. Петля одного из икрюков лежит на земле. Рисунок высечен на небольшой плите из красноцветного песчаника, найденной внутри городища на горе Манхай 1, по левому берегу р. Куды (правый приток р. Ангары) в 12 *км* выше пос. Усть-Орда. Раскопка городища производилась в 1952 г. А. П. Окладниковым. Размер рисунка 7×10 *см*. Рисунок относится к группе древних тюркских изображений (по-видимому, докурыканского времени). Зарисовка П. П. Хороших.

Рис. 11. Лосиха, стоящая в изгороди. Очевидно, желая подчеркнуть одомашненность животного, художник изобразил над ним икрюк, применяемый при ловле лося. Рисунок высечен на небольшой плите из красноцветного песчаника, найденной при раскопке городища на горе Манхай 1, по левому берегу р. Куды, в 12 *км* выше пос. Усть-Орда. Размер рисунка — 3×5 *см*. Рисунок относится к группе древнетюркских (по-видимому, докурыканского времени). Зарисовка П. П. Хороших в 1952 г.

Рис. 12. Спокойно шагающие лоси. Лось, идущий впереди, изображен в узде. Рисунки высечены на скале из красноцветного песчаника на р. Лене у дер. Малая Воробьевая Жигаловского района, Иркутской области. Размер первой фигуры — 25×46 *см*, второй — 22×35 *см*. Зарисовка сделана научным сотрудником Института геологии Восточно-Сибирского филиала Академии наук СССР В. С. Воропиновым. Рисунки относятся, по-видимому, к группе древнетюркских изображений.

Рис. 13. Стадо лосей. На первом плане изображены две лосихи, символизирующие плодородие: у них детеныши в чреве. Замечательно, что видны один и два зародыша, как это бывает в природе. Чтобы подчеркнуть, каких животных имел в виду древний художник, сверху и справа изображены голова и целая фигура самцов лосей с полными и зачаточными рогами. Фигурки людей, стоящих среди стада без оружия, говорят о том, что это именно домашние, а не дикие копытные. Изображения высечены на скале вблизи улуса Майдаши на берегу р. Енисея. Воспроизводится по зарисовкам И. Т. Савенкова. Давность изображений определить затруднительно; по-видимому, они относятся к древнетюркским.

Рис. 14. Три лосихи, лосенок и три человеческие фигуры. Одна из лосих окружена фигурками безоружных людей с хлопотливо вздетыми ру-



Рис. 9. Изображение лося. Скала на Каменных островах (р. Ангара)

Зарисовка по фотографии Н. В. Тюменцева (1/20 натуральной величины)

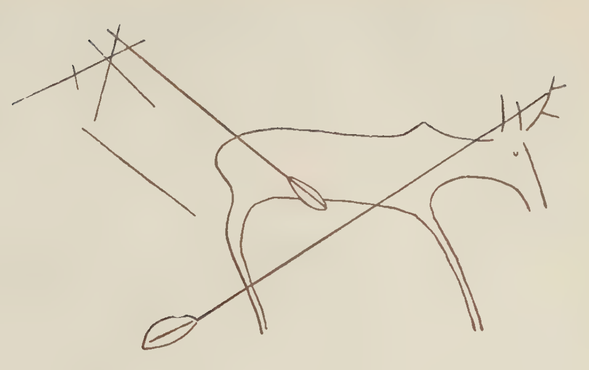


Рис. 10. Ручной лось с икрюками. Плита, найденная внутри городища на горе Манхай I (Кудинские степи)

Зарисовка П. П. Хороших (1/5 натуральной величины)

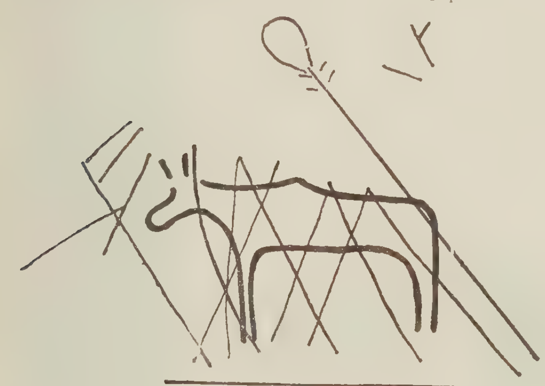
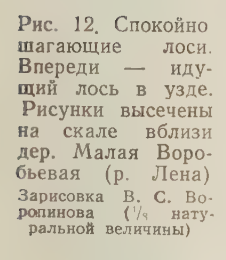


Рис. 11. Лось в изгороди. Изображение на плите, найденной внутри городища на горе Манхай 1 (Кудинские степи)

Зарисовка П. П. Хороших (9/10 натуральной величины)



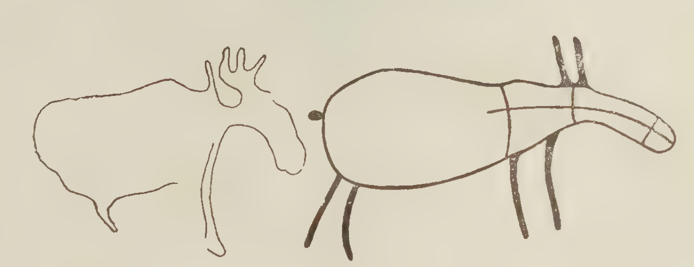


Рис. 12. Спокойно шагающие лоси. Впереди — идущий лось в узде. Рисунки высечены на скале вблизи дер. Малая Воробьевая (р. Лена)

Зарисовка В. С. Воропинова (1/8 натуральной величины)



Рис. 13. Изображения лосих со знаками плодородия. Скала вблизи улуса Майдаши (р. Енисей)

Зарисовка по И. Т. Савенкову (1/10 натуральной величины)

ками. Самка изображена в момент отела. Две других лосихи лежат спокойно. Одна из них положила морду на какое-то возвышение. Около нее только что родившийся лосенок. Очевидно, перед нами сцена отела в стаде домашних лосей. Изображения высечены на скале вблизи пос. Трифоново на берегу р. Енисея. Воспроизводятся по зарисовкам И. Т. Савенкова (Савенков, 1910).



Рис. 14. Изображение лосих со знаками плодородия.
Скала у пос. Трифоново (р. Енисей)
Зарисовка по И. Т. Савенкову ($^1/_{10}$ натуральной величины)

Стадо домашних лосей с пастухами выбито также на одном из Шалаболинских (Тесинских) наскальных изображений, описанных К. В. Вяткиной (1949).

Рассмотрение приведенных выше рисунков приводит к заключению, что лосеводство практиковалось древними жителями Сибири, начиная с новокаменного века, а с ранней поры железного века даже приобрело известное развитие. Впоследствии лосеводство исчезло, нигде не закрепившись. Лось не выдержал конкуренции не только с лошадью, но и со своим отдаленным родичем — северным оленем.

ЛИТЕРАТУРА

Вяткина К. В., 1949. Шалаболинские (Тесинские) наскальные изображения. Сб. Муз. антропол. и этногр., XII; табл. LVI—25, стр. 449.

Пласковицкий А., 1888. Кадинская писаница. Изв. Вост.-Сибирск. отд. Геогр. об-ва, т. XIX, № 2, стр. 28—29, с рисунками.

Полесских М. Р., 1949. Рассказы о древностях, Иркутск.

Савенков И. Т., 1910. О древних памятниках изобразительного искусства на р. Енисее, Тр. XIV Археол. съезда в Чернигове, т. 1; табл. VIII, рис. 1; табл. 1, рис. 17—35.

Хороших П. П., 1949. Изображения на скале Ялбак-таш, Кр. сообщ. Ин-та истории матер. культуры АН СССР, вып. XXV, стр. 134, рис. 1.

DOMESTIC ELKS ON THE ROCK PICTURES IN SIBERIA

V. N. SKALON and *P. P. KHOROSHIKH*

East-Siberian Department of the Geographical Society of the USSR (Irkutsk)

Summary

The problem of domesticating elks has drawn a keen interest during the recent decades.

The authors of the presented paper studied the ancient pictures on Siberian rocks. They found many pictures of elks harnessed, saddled and fenced in. These pictures are given in the presented paper.

The authors conclude that the ancient inhabitants of Siberia were used to domestication of the elks long ago but that the breeding of elks did not become a branch of cattle breeding.

Historical sources show the experiments on domesticating elks to take place during the last centuries but with no success. The authors think that unsuccessful experiments on elk breeding during the past show the presence of certain stable features in the organism of elks. These features make elk unsuitable for the domestication.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1958, том XXXVII, вып. 3

ОБ ЭКОЛОГИИ И РАЗМНОЖЕНИИ САЙГИ (SAIGA TATARICA L.)

С. К. ДАЛЬ, В. М. ГУСЕВ, С. Н. БЕДНЫЙ

Научно-исследовательский институт Кавказа и Закавказья
Министерства здравоохранения СССР (Ставрополь)

За последние годы в ряде работ приведены интересные материалы по распространению и экологии сайгаков. Появление этих сведений связано с заметным увеличением численности и расширением ареала сайги в настоящее время.

В наиболее подробной, недавно опубликованной работе Н. Н. Бакеева и А. Н. Формозова (1955) очень много места уделено описанию типичных местообитаний и питания этих копытных в западной части Прикаспийской низменности.

Данные о влиянии суровой зимы 1953/54 г. на численность и распространение сайги в этом районе приводят С. К. Даль, В. М. Гусев и С. Н. Бедный; А. А. Слудским (1955) опубликован значительный материал о жизни этих антилоп в Казахстане. На основании полученных данных автор рекомендует ряд мер по сохранению, увеличению численности и хозяйственному использованию сайги. Т. А. Адольф (1948, 1950) и А. А. Лавровский (1950) приводят ряд сведений о сайге на правобережье Волги, П. И. Кульпин (1954) — в пустыне Бет-Пак-Дала, В. М. Антипин (1955) — в Кзыл-Ординской области, Г. Г. Двойченко (1955) — в Ставропольском крае.

Общие данные по распространению и экологии сайги в СССР опубликованы В. В. Петровым (1953). В перечисленных работах, за исключением статьи А. А. Слудского (1955), очень ограничены, а в некоторых и совершенно отсутствуют данные о размножении сайги. Между тем освещение этого вопроса в настоящее время, когда сайга в некоторых районах страны достигла промысловой численности, имеет определенное значение для планирования и организации промысла этих ценных антилоп.

Материал и методика

Работа проводилась с 19 апреля по 20 мая 1955 г. в Элистинском, Яшкульском и Черноземельском районах Калмыцкой автономной области. Всего было осмотрено 25 самок, девять самцов, 31 эмбрион и семь новорожденных сайгаков. Установление мест размножения сайги и распространение стад по территории в первых числах мая производилось с самолета.

Таблица 1

Измерение взрослых сайгаков

Показатели	Самки (25) экз.)			Самцы (9 экз.)		
	Размеры в *см*					
	мин.	макс.	средн.	мин.	макс.	средн.
Длина тела	103,0	119,0	112,7	96,0	126,0	113,4
Высота плеч	60,0	68,0	64,3	63,0	73,0	65,1
Высота крестца	65,5	75,0	68,1	64,0	73,5	69,0
Длина уха	6,0	8,0	7,1	6,7	7,8	7,3
Длина хвоста	8,0	12,3	10,6	11,0	13,8	12,1

Весь материал, добытый для бактериологического исследования, измерялся, производилась регистрация генеративного состояния самок и развития эмбрионов. В местах размножения, пастьбы и водопоев антилоп наблюдения велись из укрытий. Попутно проводился учет поголовья сайги. Среди осмотренных были годовалые, взрослые и старые особи. В связи с трудностью точного определения их возраста в таблице измерений они все объединены (табл. 1).

Помимо материалов, собранных авторами, в статью включены данные по паразитофауне сайги, любезно предоставленные А. А. Гусевой.

Предродовой период

В полупустынных местах северо-восточных районов Ставрополья размножению сайги предшествуют массовые перегруппировки и передвижения этих животных. Стада сайги с 20-х чисел апреля начинают постепенно передвигаться со многих участков внутри своего ареала к местам размножения. Сосредоточение беременных самок происходит на относительно небольших территориях. Самцы в это время группируются в стада, отделенные от самок. В районе наблюдений 23—25 апреля передвижения сайги приняли массовый характер, животные шли в определенном направлении круглые сутки. В это время от передвигающихся стад, не дойдя до места массового размножения, отделялись единичные самки на последней стадии беременности.



Рис. 1. Сайга перед родами (фото О. И. Скалон)

В конце апреля (20—29) беременные самки сайги уже хорошо заметны в смешанных стадах этих антилоп. Они становятся более осторожными и при тревоге бегут впереди движущихся животных.

А. А. Слудский (1955) считает, что половозрелость у сайги наступает в возрасте 20 месяцев, и подвергает сомнению наблюдения охотников, указывающих, что гон у многих молодых самок начинается на 1-м году жизни.

В наблюдавшихся нами в 1955 г. стадах очень часто встречались беременные самки, родившиеся в предыдущем году. Только этим объясняется низкий процент яловости у сайги (4,5). Проведенный в летний период учет в 12 стадах сайги (882 экз.) показал, что сайгачата составляли 57,0% общего числа учтенных животных. Из данных, приведенных ниже, видно, что около половины всех рожденных составляют самки. Если бы в гоне не участвовали первогодки, то, несомненно, процент яловых самок оказался бы значительно выше. У всех 153 самок разных возрастов, добытых в декабре 1956 г., наблюдалась течка.

Приведенные данные позволяют прийти к выводу, что в Западном Прикаспии половозрелость у самок сайги наступает не в 20-месячном и не в годовалом возрасте, как утверждает Г. Г. Двойченко (1955), а на 7—8-м месяце жизни. Беременность у сайги, по В. В. Петрову (1953), Г. Г. Двойченко (1955) и нашим наблюдениям, равна 5 месяцам.

Основную массу беременных самок (рис. 1) составляли особи в возрасте более 2 лет. Большинство самок (75%), у которых длина тела не

превышала 107 *см*, имели по одному эмбриону, некоторые (25%) оказались с двойнями. Самки, у которых длина тела была более 109 *см* (до 119), в большинстве случаев (88,8%) имели по два эмбриона и лишь частично (11,2%) — по одному. Размеры эмбрионов сайги, по-видимому, имеют связь не только с временем беременности, но и с возрастом самок. У годовалых и очень старых самок эмбрионы меньше, чем у одновременно добытых животных 2-летнего и более возрастов. Так, например, из 10 самок, добытых 23 апреля, оказалось три годовалых, шесть взрослых (не моложе 2 лет) и одна старая, с совершенно стертыми коренными зубами. У старой самки был один эмбрион, имевший длину тела 360 *мм*, высоту плеч 255 *мм* и высоту крестца 264 *мм*. У годовалых самок средние цифры измерений эмбрионов в том же порядке были следующие: 475, 351 и 359 *мм*. У взрослых самок эмбрионы были еще крупнее: 475,5 *мм*, 363 *мм* и 373 *мм*.

Лактация у сайги наступает в различные сроки, но у большинства начинается за 7—10 суток до рождения молодых. В отдельных случаях у старых самок она появляется; когда эмбрионы еще почти голые и волосяной покров у них лишь начинает покрывать губы и наружные края ушей, копытца имеют начальную стадию ороговения (совершенно белые и мягкие), а длина тела равна 380 *мм*.

В последние дни перед рождением (26—29 апреля) эмбрионы сайги имеют длину тела до 540 *мм*.

Размножение

Период размножения у сайги охватывает 15—20 дней. По наблюдениям 1955 г., единичные размножающиеся самки отмечались с 27 апреля по 2 мая и с 5 по 11 мая (массовое размножение происходило со 2 по 5 мая).

Места, где происходит размножение сайги, должны удовлетворять потребностям самок в период деторождения и в первое время после появления сайгачат. К ним относятся: близость воды, наличие соответствующих кормовых ресурсов и хотя бы относительный покой. Сайга мирится с наличием крупного и мелкого рогатого скота, но этих антилоп сильно беспокоят овчарки и присутствие людей. Окрестности Сарпинских озер были известны как одно из мест массового размножения сайги. Весной 1955 г. на этой территории, в связи с освоением новых земель, было большое количество автомашин, людей и домашних животных, велось строительство помещений различного назначения. В конце апреля 1955 г. большие стада сайги появились в окрестностях Сарпы и Сарпинских озер. Испугавшись людей, они быстро двинулись с этих мест к югу. Часть стад (основная масса) прошла за сел. Южный и расположилась в треугольнике между сел. Южный, совхоз Черноземельский, сел. Комсомольское (рис. 2). Здесь на площади около 900 *км*^{2} 11 мая было сосредоточено несколько десятков тысяч взрослых самок. Распределение их по местности было неравномерным. Наибольшее количество сайги держалось по солончакам около озер и в их ближайших окрестностях. Около взрослых самок было много новорожденных (мокрых, едва стоящих на ногах). В ограниченном количестве среди стад встречались крупные старые сайгаки с очень большими рогами.

Несколько меньшая площадь была занята сайгой в районе Состинских озер, примерно в 7—15 *км* южнее Черноземельского. В этих угодьях численность животных была меньшая, нежели на ранее упомянутой территории, а места сосредоточения размножающихся антилоп располагались оторванно одно от другого.

О примерном соотношении прибылых, взрослых самок и старых самцов на местах массового размножения можно судить по учету, произведенному 17 мая 1955 г. В этот день стада сайги покидали места массового

размножения; среди них оказались: старых самцов — 5%, взрослых самок — 40%, сайгачат — 55%.

На каждую самку в первые дни после размножения, по подсчетам, произведенным 17 мая, приходилось 1,37 сайгачонка. Эти данные очень близки к цифре количества эмбрионов, полученной путем вскрытия са-



Рис. 2. Распределение стад сайги в период размножения (составили С. К. Даль и С. Н. Бедный)

1 — трасса самолета, 2 — стада самцов сайгаков, 3 — стада самок сайги (цифры в кружках обозначают количество голов в стаде), 4 — места массового размножения сайги, 5 — озера и реки, 6 — болота и солончаки

мок в предродовой период (20—29 апреля), когда у 22 самок оказался 31 эмбрион (на одну самку приходилось по 1,41 зародыша). Сопоставление цифр подсчета сайгачат и взрослых самок на местах размножения (17 мая) и среднее количество эмбрионов, приходящееся на одну сайгу (20—29 апреля), дает основание считать, что здесь сосредоточиваются только беременные самки. Яловые самки и основная масса самцов в это время образуют самостоятельные стада, о численности которых можно судить по карте (рис. 2). (В связи с тем, что подсчет сайгаков произво-

дился с самолета, количество экземпляров в стадах, насчитывающих более 25 голов, регистрировалось, обычно, в округленных цифрах).

За два вылета было зарегистрировано 15 стад самцов, среди них, как исключение, встречались яловые самки. Один раз была встречена отдельно ходящая самка с детенышем и около них старый самец.

Среднее количество самцов в стаде, по учетам 10 и 11 мая, равнялось 52 экз. В самом большом стаде отмечено около 250 сайгаков. Стада самцов состояли преимущественно из животных примерно одного возраста — годовиков, взрослых и реже — смешанных возрастов.

Размножение у сайги происходит на совершенно открытых местах. Большинство последов нами найдено на участках с очень скудной растительностью. 12 мая 1955 г. в окрестностях Состинских озер в среднем на 1 *га* приходилось 58 последов приблизительно одинаковой давности, восемь трупов сайгачат и 1,5 трупа взрослых самок.

При исследовании 31 эмбриона установлено, что среди них было 16 самцов и 15 самок — по-видимому, при рождении половое соотношение у сайги примерно равно. Аналогичную картину наблюдал А. А. Слудский (1955) в Казахстане

Среди новорожденных сайгачат-близнецов нередко наблюдаются колебания в размерах, что подтверждается и измерением пар эмбрионов (табл. 2).

Таблица 2

Сравнение размеров пар эмбрионов
(измерения в *мм*)

Дата	Пол	Длина тела	Высота плеч	Высота крестца	Длина уха	Длина хвоста	Дата	Пол	Длина тела	Высота плеч	Высота крестца	Длина уха	Длина хвоста
20.IV	♂	470	360	360	45	71	26.IV	♂	480	385	395	48	69
	♀	455	355	355	44	72		♀	540	380	385	40	72
29.IV	♂	510	385	395	48	72	20.IV	♂	427	320	345	39	51
	♀	500	395	395	48	75		♂	435	338	345	38	60
23.IV	♂	465	360	375	40	65	23.IV	♂	480	350	385	40	70
	♀	465	365	355	35	61		♂	480	365	375	41	70
23.IV	♂	465	385	385	38	68	23.IV	♀	465	340	355	41	59
	♀	465	370	372	40	63		♀	465	345	355	40	62

В первые 10—12 дней после рождения сайгачата заметно вырастают. В среднем в это время длина тела у них составляет 568 *мм*, головы — 148 *мм*, высота плеч — 419 и крестца — 437 *мм* (исследовано 5 экз.). Вместе с общим увеличением размеров сайгачат в первые дни их жизни у них, по сравнению с эмбрионами, изменяются пропорции тела. При пересчетах длины головы, высоты плеч и крестца на длину тела, принятую за 100, оказалось, что в первые дни у новорожденных рост туловища идет несколько быстрее, чем рост головы и конечностей. Соответствующие данные приведены в табл. 3.

Таблица 3

Пропорции тела у эмбрионов и сайгачат в %

Показатели	Эмбрионы (23 апреля)	Прибылые (12 мая)
Число экземпляров	13	5
Длина тела	100	100
„ головы	28,4	26,1
Высота плеч	75,4	73,4
„ крестца	77,6	76,9

Изменения размеров эмбрионов сайги в последние сроки беременности маток и размеры прибылых приведены на рис. 3.

В мае 1955 г. на местах массового размножения, между пос. Южный, Черноземельский и Комсомольский, М. М. Рудневым отмечено шесть сайгачат-альбиносов. Один из авторов статьи наблюдал сайгачонка-альбиноса в окрестностях Состинских озер (рис. 4). По всей вероятности, сайга-

чата белого цвета легче становятся жертвами хищников, в связи с яркой, бросающейся в глаза окраской. Взрослые сайгаки-альбиносы, по словам местных жителей, встречаются крайне редко. Нам за 4 года работы в этих местах они не попадались.

Основная причина гибели самок во время родов заключается в неправильном положении плода и наступает большей частью от обильных кровоизлияний.

Причины смерти сайгачат в первые дни после рождения различны. Судя по исследованным трупам, некоторые сайгачата гибнут от голода, отстав от матерей. Обычно это наблюдается при перемещении стад самок на значительное расстояние. В окрестностях Состинских озер с 14 по 25 мая 1955 г. происходили массовые передвижения стад самок сайги в двух основных направлениях: на юго-запад и на юго-восток. Характер таких массовых передвижений самок сайги после родов совершенно иной, чем в другие времена года. В это время сайга совершает миграции не компактным стадом и не «развернутым строем» в виде веера, а вытянувшись в шеренгу (в шеренге бывает до пяти животных). Между взрослыми около матерей бегут и прибылые. Местами сайгачата соединяются в небольшие самостоятельные группы до 15 голов, но тогда впереди и позади них обычно идут взрослые самки, вероятно, их матери. Во время таких массовых переходов прибылые быстро утомляются, и некоторые из них, отойдя на несколько метров в сторону от перемещающегося стада, ложатся под первым попавшимся кустиком ковыля, тамариска или со-

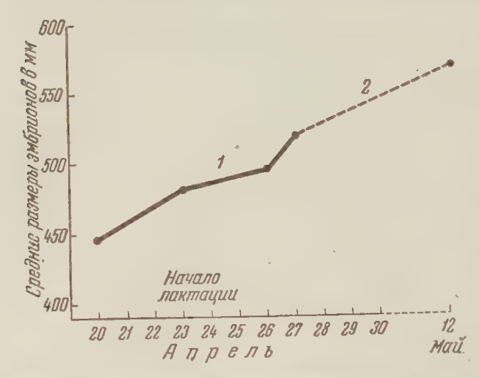
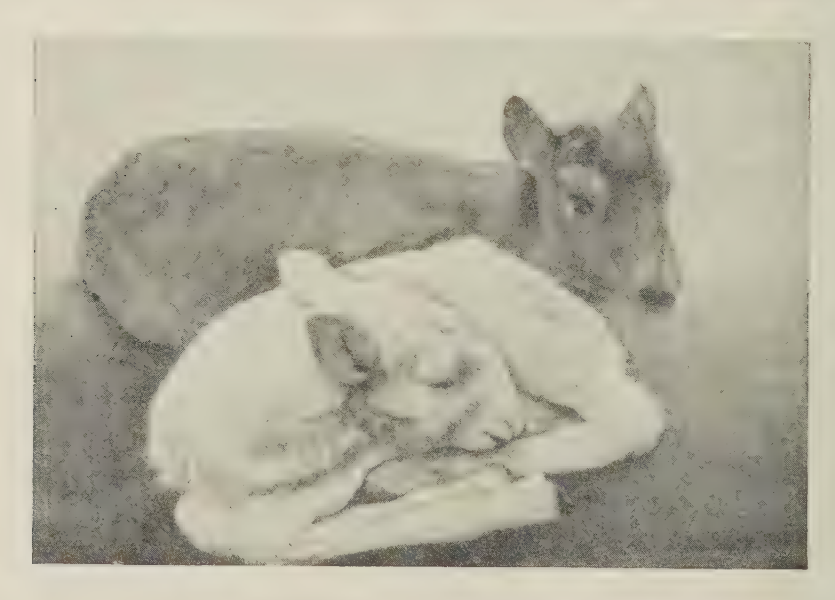


Рис. 3. Изменение размеров эмбрионов сайги перед началом размножения
1 — эмбрионы, 2 — новорожденные


Рис. 4. Сайгачата — альбинос и обычно окрашенный (фото С. Е. Букреева и В. М. Гусева)

лянки и, не обращая внимания на бегающую около них зовущую мать, засыпают. Как правило, самка не покидает своего детеныша. Она отходит недалеко от него, пасется, но через некоторое время возвращается обратно. Приближаясь к сайгачонку, мать часто блеет, зовя детеныша. Грубому, на низких нотах, блеянию сайгачих вторят на более высоких но-



Рис. 5. Затаившийся сайгачонок (фото С. К. Даля)

тах сайгачата (рис. 6). Мать находит своего детеныша далеко не сразу. Во время поисков к ней подбегают чужие, по-видимому, уже «осиротев-



Рис. 6. Блеющий сайгачонок (фото С. К. Даля)

шие» прибылые, которым она не позволяет себя сосать. С неменьшей энергией ищут матерей и сами детеныши.

Сайгачата начинают поедать травянистую растительность не в 4-недельном возрасте, как сообщает В. В. Петров (1953), а гораздо раньше.

По нашим наблюдениям, примешивание травянистого корма к основному питанию молоком у сайгачат начинается в возрасте 10—15 суток как это указывает и А. А. Слудский (1955). Так, например, у сайгачонка, которому было явно не более 2 недель от рождения (длина тела 590 *мм*, высота плеч — 415 *мм* и крестца — 435 *мм*, пуповина присохшая, но не отпавшая), добытого 12 мая 1955 г. около Перекрестного артезиана (Арзгирский район, северо-западнее Черноземельска), в желудке уже имелась зеленая травянистая и белая творожистая массы.

Примерно через 5 суток после того, как размножение в основном закончится, самки с молодыми начинают переходить на новые места, а дней через 10 на этих площадях остаются лишь единичные экземпляры. Отмеченное расходится с наблюдениями Т. А. Адольф (1950), которая пишет, что сайгачата начинают следовать за матерью и присоединяться к стаду лишь в 12—15-дневном возрасте. Едва обсохшие сайгачата, по наблюдениям многих авторов, хорошо бегают. Н. Н. Бакеев и А. Н. Формозов (1955) приводят наблюдения П. Д. Голубева, которому едва удалось поймать недавно рожденного «...еще мокрого сайгачонка, весом 5,5 *кг*». Описанное неоднократно наблюдалось и нами. В возрасте около 1 суток детеныши сайги свободно убегают от преследующего человека, а на 2—4-е сутки следуют за матерью. К 15—17 мая большие стада сайги мигрируют из районов массового размножения уже на большие расстояния.

Интересно поведение самок во время выкармливания сайгачат. По утрам самки с молодыми кормятся в полупустынных местах, преимущественно в окрестностях и по краям высохших солончаков. В 9—10 час. некоторые самки вместе с детенышами начинают постепенно переходить к местам водопоев. Они заходят вместе с молодняком в воду, пьют ее и подолгу стоят здесь, отгоняя мух. Иногда единичные сайгаки и пары их ложатся в воду и купаются до 16—17 час. Самки с детенышами, напившись воды, выходят на отлогие берега озер и ложатся на глинисто-песчаный сырой грунт. Отдых сайгаков продолжается до спада жары. С приближением вечера антилопы покидают берега озер и выходят кормиться на открытые полупустынные площади.

С мест размножения сайгаки стадами от небольших групп до нескольких тысяч голов начинают расходиться в пределах своего ареала. Наши данные противоречат сведениям, приведенным В. В. Петровым (1953), который считает, что сайга собирается в стада «лишь перед осенними кочевками». Указания В. В. Петрова полностью опровергаются не только нашими данными, но и наблюдениями, приведенными Н. Н. Бакеевым и А. Н. Формозовым (1955), а также А. А. Слудским (1954). Противоречивы наши и В. В. Петрова наблюдения и относительно направленности в миграциях сайги. Направленность в миграциях имеет место, на что ранее указывал А. А. Слудский (1954, 1955). Мы можем лишь дополнить эти данные сведениями о том, что весной, в предродовой период, огромные стада сайги мигрируют к местам размножения. Эти места из года в год примерно постоянны и географически определенны. Следовательно, и миграции сайги к ним имеют определенную направленность.

В Северо-Западном Прикаспии перемещение стад самцов и холостых самок имеет определенную направленность на северо-запад. В летнее время года уже смешанные стада сайгаков, вместе с молодыми, перемещаются с участков сухих степей и полупустынь в места, где выпадают осадки.

Для нас осталась неясной роль старых единичных сайгаков в стадах размножающихся самок.

Сведения о том, что сайгачата сосут своих матерей до осени и держатся вместе с ними около 1,5 года (Г. Г. Двойченко, 1955), явно ошибочны. У сайгачат, добытых нами в середине июня 1954 г., в желудках уже не

было створоженного молока, они были заполнены зеленой массой. Наступление половой зрелости и гон у самок сайги наблюдаются в возрасте 7—8 мес., а роды — в возрасте 1 года. Отмеченное вряд ли совместимо с привязанностью детенышей к матерям в течение 1,5 года.

Из хищных птиц в период размножения сайги и в первое время по окончании его особенное значение имеют степные орлы (Aquila rapax Temminck). Нападения их на сайгачат отмечены Н. Н. Бакеевым и А. Н. Формозовым (1955). По нашим наблюдениям, на участки, где концентрируются рожающие самки, орлы слетаются в большом количестве. В эти дни здесь одновременно в поле зрения отмечалось до 24 орлов (12 мая 1955 г., окрестности Состинских озер). У всех вскрытых орлов, добытых в местах массового размножения сайги, желудки и зобы были наполнены кусками мяса, обрывками кожи и внутренностей сайгачат. Погадки, собранные на этих площадях, состояли исключительно из волосяного покрова сайги.

Кроме степных орлов, к местам массового размножения сайги слетаются черные коршуны (Milvus korschun Gmelin) и серые вороны (Corvus corone cornix L.), которые также принимают участие в нападении на ослабевших сайгачат и поедают их трупы.

Из четвероногих хищников сайгачат поедают лисицы (Vulpes vulpes L.). У одной из нор, имевшей семь наружных отверстий, расположенных на площади 5,5×8 *м*, в начале двух ходов были найдены по одному, частично съеденному, сайгачонку. Лежащая около норы сайга, погибшая во время родов от неправильного положения плода, была в значительной степени объедена лисицами. Экскременты лисиц состояли исключительно из волос и обломков костей сайгачат.

По словам А. И. Шевчука, большой урон сайге приносят волки (Canis lupus L.). У двух логовищ этого зверя, найденных в Черноземельском районе в 1954 г., были обнаружены остатки от 50—60 шт. сайги всех возрастов.

В заключение отметим, что из 66 сайгаков, осмотренных в мае 1954 г., а также в апреле и августе 1955 г., на 16 (24,2%) были обнаружены клещи. Всего было снято 24 экз. Hyalomma plumbeum и три экз. Rhipicephalus sanguineus. Наибольшее количество собранных с одной особи клещей не превышало пяти (две самки и три самца H. plumbeum).

В тех же районах было обнаружено сильное заклещевение крупного и мелкого рогатого скота. Индекс обилия клещей на одну овцу равнялся 67 (H. plumbeum и R. sanguineus), на одну корову — 52 (H. plumbeum и R. sanguineus).

Выводы

1. Самцы сайги крупнее самок. Наибольшая длина тела старого самца — 126 *см*, старой самки — 119 *см*.

2. Рано наступающая половая зрелость самок (7—8 мес.), очень большое количество размножающихся (95,5% общего количества самок в стаде) и большой процент их, дающий двойни (50% рождает по два детеныша, 45,4% — по одному и 4,6% — холостые), обеспечивают быстрое нарастание численности поголовья в стадах сайги.

3. Лактационный период у сайги наступает за 7—10 суток до рождения прибылых. Размножение в 1955 г. происходило с 27 апреля по 11 мая (15 суток), основная масса самок разродилась с 2 по 5 мая (4 суток).

4. В предродовой период происходят направленные миграции сайги в сторону мест массового размножения. В последние дни перед родами беременные самки остаются на местах массового размножения, а самцы и холостые самки откочевывают.

5. На местах массового размножения сосредоточивается 88,3% беременных самок и 11,7% старых самцов.

6. На каждую беременную самку в среднем приходится 1,41 эмбриона.

Примерно через 15 суток после размножения на одну лактирующую самку приходится 1,37 детеныша.

7. Сайгачата начинают частично питаться травянистой растительностью с 10—15-дневного возраста.

8. Нормальное половое соотношение в стадах сайги, по исследованию 31 эмбриона, должно быть 51,6% самцов и 48,8% самок.

9. Во время передвижения стад некоторые сайгачата теряют матерей и гибнут от голода и нападения хищников (волков, лисиц, степных орлов).

ЛИТЕРАТУРА

Адольф Т. А., 1948. Изменения распространения сайги, Сб. «Охрана природы», № 2.—1950. Сайга в астраханских степях правобережья Волги, Сб. «Охрана природы», № 10.

Антипин В. М., 1955. К экологии джейранов и сайгаков, Природа, № 7.

Бакеев Н. Н. и Формозов А. Н., 1955. Распространение и некоторые черты экологии сайги в западной части Прикаспийской низменности, Тр. ин-та геогр., вып. 66, Матер. по биогеогр. СССР, 2.

Даль С. К., Гусев В. М. и Бедный С.Н., 1955. О влиянии зимы 1953—1954 гг. на состояние, численность и распространение сайги в Западном Прикаспии, Тр. н.-иссл. противочумн. ин-та Кавказа и Закавказья, вып. 1.

Двойченко Г. Г., 1955. Пушные и промысловые звери Ставрополья, Ставропольск. кн. изд-во.

Кульпин П. И., 1954. Джейраны и сайги в пустыне Бет-Пак-Дала, Природа, № 4.

Лавровский А. А., 1950. О влиянии летней засухи и суровой зимы 1949/50 гг. на численность и размещение сайгаков, Сб. «Охрана природы», № 10.

Петров В. В., 1953. Сайгак. Атлас охотничьих и промысловых птиц и зверей СССР, т. II. Звери.

Слудский А. А., 1954. Роль диких млекопитающих в распространении инфекционных заболеваний домашних животных, Природная очаговость заразных болезней в Казахстане, Изд. АН Казахск.ССР.—1955. Сайгак в Казахстане, Тр. Ин-та зоологии, т. IV, Изд. АН Каз. ССР.

ON THE BIONOMICS AND REPRODUCTION OF SAIGA TATARICA L.

S. K. DAHL, V. M. GUSSEV, S. N. BEDNY

Research Institute of the Caucasus and Transcaucasus, Ministry of Public Health of the USSR (Stavropol)

Summary

The females of S. tatarica L. attain maturity at 7—8 months. 99.5 per cent of the females take part in the reproduction; most of them cast 2 youngs in a litter. In the praeparturition period directed migrations of saiga-herds towards their mass reproduction sites are observed. In 1955 the breeding season of saiga began in the end of April, mass reproduction occupied four pays (May 2—5), the latest born youngs were recorded on May 11. Normal sex in saiga-herds according to the 31 embryos taken under study is 51.6 per cent of males to 48,4 per cent of females. The youngs begin o feed on herbaceous vegetation not later than aged 10—15 days. They are attacked mainly by foxes and Aquila rapax Temm.

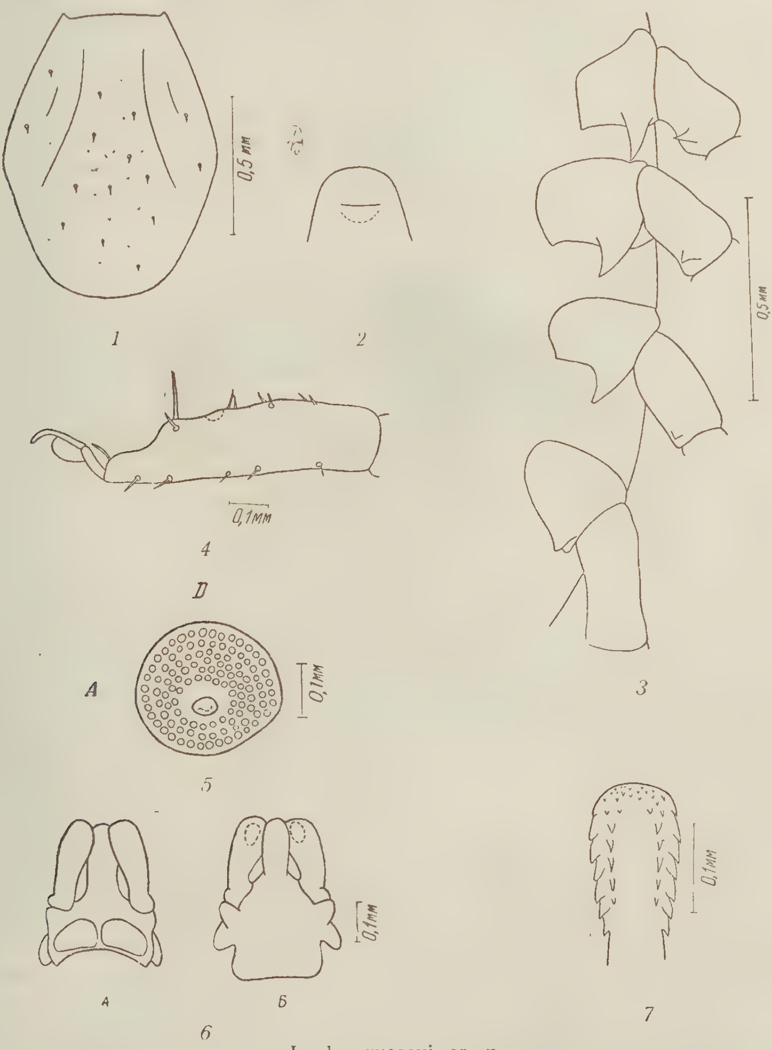
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1958, Том XXXVII, вып. 3

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

НОВЫЙ ВИД КЛЕЩА IXODES GUSSEVI, SP. N. ИЗ АЗЕРБАЙДЖАНА

П. А. РЕЗНИК
Ставропольский государственный педагогический институт

Описываемый вид по своим морфологическим признакам близок к клещам группы Ixodes berlesei и I. semenovi, но отличается от них формой идиосомы, расположением половой щели, формой аурикул, вооружением кокс и вертлугов.



Ixodes gussevi, sp. n.

1 — щиток, *2* — половая щель, *3* — коксы и вертлуги, *4* — передняя лапка, *5* — перитрема, *6* — хоботок со спинной *(А)* и брюшной *(Б)* стороны, *7* — гипостом

Самка. Тело яйцевидное, закругленное на заднем конце. Спинной щиток (рис. *1*) овально-ромбический, с боковыми углами, находящимися почти посредине щитка, закругленным задним краем и слабо развитыми скапулами. Цервикальные бороздки узкие, неглубокие, расходящиеся кзади. Боковые бороздки короткие.

Щиток покрыт короткими светлыми волосками, расположенными в основном по срединному полю. Пунктировка щитка мелкая и редкая. Половая щель (рис. *2*) поперечная, находится между III парой кокс. Анальная бороздка с параллельными краями, впереди равномерно закруглена.

Все коксы имеют хорошо развитые задне-внешние зубцы (рис. *3*). Особенно крупные зубцы находятся на первых 3 коксах. Зубцы изогнуты вершиной внутрь. I—III коксы имеют слабо развитый задне-внутренний зубец. I—III вертлуги с брюшной стороны несут небольшие зубцы. Лапки с присосками, не достигающими вершины коготков (рис. *4*).

Перитрема (рис. *5*) неправильно-округлой формы, со слабо выраженным отростком. Хоботок (рис. *6*) короткий, 2 и 3-й членики пальп сросшиеся, расширены к вершине. Аурикулы мощные, изогнутые кзади зубцеобразно. Задний край воротничка с брюшной стороны ровный, со спинной — равномерно вогнут. Корнуа тупо-треугольные.

Поровые поля неправильно-треугольные, крупные, почти соприкасающиеся друг с другом и доходящие почти до заднего края воротничка.

Гипостом (рис. *7*) булавовидный, с развитой короной, с 2 продольными рядами зубцов. Внешний ряд состоит из 6, а внутренний — из 5 зубцов. Срединная часть гипостома зубцов не имеет.

Местонахождение: одна слабо напитавшаяся самка снята с каменного воробья (Petronia petronia L.), добытого в 4—5 *км* к югу от Куткашена (район пос. Зараган Азербайджанской ССР, на высоте 850 *м* на ур. м.). Сбор В. М. Гусева, 6 ноября 1955 г.

Следует заметить, что известные представители клещей этой группы в Советском Союзе были найдены на птицах и только в горных районах Средней Азии. Описываемая находка клещей этой группы для Кавказа является первой.

ЛИТЕРАТУРА

Бируля, 1895. Изв. АН, сер. V, II (4).

Оленев Н. О., 1929. К систематике и географическому распространению клещей Ixodoidea. IV, Докл. АН СССР, 21.

Померанцев Б. И., 1950. Фауна СССР. Паукообразные, т. IV, вып. 2.

Резник П. А., 1950. Зоогеографические заметки (пастбищные клещи сем. Ixodidae). Мед. параз. и паразит. болезни, 6.

A NEW SPECIES OF TICKS IXODES GUSSEVI, SP .N. FROM AZERBAIDJAN

P. A. REZNIK

Stavropol State Pedagogical Institute

Summary

A new species of ticks Ixodes gussevi is described. This species, by its morphological characters, is related to the tick group Ix. berlesei and Ix. semenovi, differing from them in the form of the postscutal area, arrangement of the genital aperture, the form of the auriculae, armament of the coxae and trochanters. A female of the species described was taken off Petronia petronia L. in the Azerbaidjan SSR, at the height about 850m above the sea level.

О ГИНАНДРОМОРФАХ И ИНТЕРСЕКСАХ У МОШЕК (СЕМЕЙСТВО SIMULIIDAE. DIPTERA)

И. А. РУБЦОВ

Зоологический институт Академии наук СССР (Ленинград)

В литературе о мошках описан всего один случай гинандроморфизма (J. H. Puri, 1933) и один случай интерсексуальности (P. Grenier a. H. Bertrand, 1949). Гинандроморф у Simulium grisescens var. palmatum Puri был асимметричен: с одной стороны

признаки самца, с другой—самки. Аналогичный асимметричный гинандроморфизм наблюдался нами у Wilhelmia mediterranea Puri (по материалам из Средней Азии) и у W. equina L. (по материалам из Ленинградской области). Описанный интерсекс (P. Grenier a. H. Bertrand, 1949) относился к S. auricoma Mg. Интерсексы наблюдались мною ранее у Schönbaueria subpusilla Rubz и S. morsitans Rubz. (по материалам из Ленинградской области).

Гинандроморфы и интерсексы у мошек относительно редки, судя по тому, что примерно на 100 000 особей, просмотренных мной за 25 лет, удалось обнаружить не более 10 случаев явного гермафродитизма. Вследствие резкого полового диморфизма у мошек гинандроморфы хорошо отличимы. Менее заметны интерсексы, но они встречаются чаще и, помимо морфологического интереса, имеют более общее значение в связи с некоторыми вопросами систематики и биологии мошек.

В настоящей заметке описывается случай интерсексуальности у S. paramorsitans Rubz. Главные особенности описываемого интерсекса для наглядности и краткости изложения изображены на рисунке. Зрелая особь, оказавшаяся интерсексом, была отпрепарирована из куколки живой. В полости брюшка ее обнаружены два незрелых червя (Mermis sp.) длиной около 2 *мм* каждый. Интерсекс оказался симметричным, правая и левая его половина зеркально одинаковы. Мужские и женские признаки в строении головы, ног, брюшка и половых придатков смешанные или имеют промежуточное выражение. Усики и щупики скорее как у самки, но тоньше, что сближает их по строению с таковыми самца. Глаза из одинаковых омматидий, как у самки, но в целом более крупных размеров, чем у нормальных самок, хотя и мельче, чем у самца. Лоб имеется (у нормальных самцов совсем отсутствует), но вдвое у́же, чем у нормальной самки. Волоски на лбу крупные, редкие и расходятся в стороны как у самца. Лицо по форме и опушению представляет также среднее между таковым у самца и самки. Интересно строение максилл и мандибул: обе пары снаружи вооружены зубцами (как у самки), изнутри — гладкие с волосками (как у самца) (рис. *мд*, *мк*). Передние лапки по форме, как у самки, задние, как у самца. Однако коготки на всех ногах, как у самца, т. е. с наружным зубцом (рис. *к*) III—VIII стерниты брюшка развиты, как у самца. VIII стернит развит совершенно так же, как у самки; имеются генитальные пластинки и половина вилочки, стебелек развит нормально, ветви вилочки до хитинового утолщения, как у самки. Концы ветвей вилочки не оформлены, не вполне симметричны, и на конце их развиваются гонококситы (рис. *гк*) (основание наружных половых придатков самца — гоноподитов). В них можно различить наружный вырост, тело гонококсита, хорошо развитые щетинки. Однако гоностили не развиты. Интересно, что гонококситы возникают там, где, согласно морфологической интерпретации строения вилочки, у самок мошек (Рубцов, 1953) находится плевральная область, т. е. там, где и положено быть придаткам — гомодинамным ногам. В этом можно усматривать подтверждение морфологической трактовки гоноподитов как придатков гомодинамных ног. Гоностерн, гонофурка и парамеры совсем отсутствуют. Однако имеются плевриты, хотя и не вполне симметричные и нормальные, но достаточно характерные по форме, чтобы их узнать. Самый конец брюшка как у самца, т. е. анальные пластинки отсутствуют, зато имеются X тергит и церки; впрочем, последние у самца и самки заметно не различаются.

В систематическом и биологическом отношении интерсекс представляет значительный интерес.

Эндерлейн (G. Enderlein, 1933) описал новое подсемейство (Cnesiinae) и два новых рода (Archicnesia и Cnesia) мошек по особям самцов Simulium (Cnephia) gynandrum Edw. (F. W. Edwards, 1931) и Gigantodax femineum Edw., которые имели лоб. Позднее Смарт (J. Smart, 1945) установил, что в популяции G. femineum Edw. (F. W. Edwards, 1931), послужившей материалом для описания нового подсемейства, имеются самцы как со лбом (изредка), так и без лба (обычно). Дампф (A. Dampf, 1944) обнаружил в Северной Америке самцов со лбом (которого они обычно не имеют) в популяции Simulium exiguum Roub. (один самец на 4000 особей). Однако он дает своеобразную биологическую трактовку этого явления, предполагая, что у некоторых видов мошек имеется две формы самцов (диандрия): обычные — без лба с глазами из макро- и микроомматидий и редкие — с глазами из микроомматидий. Микроомматидии служат якобы для дневной, а макрооматидии — для ночной жизни. В Старом Свете самцы двух сортов у мошек никем не отмечены.

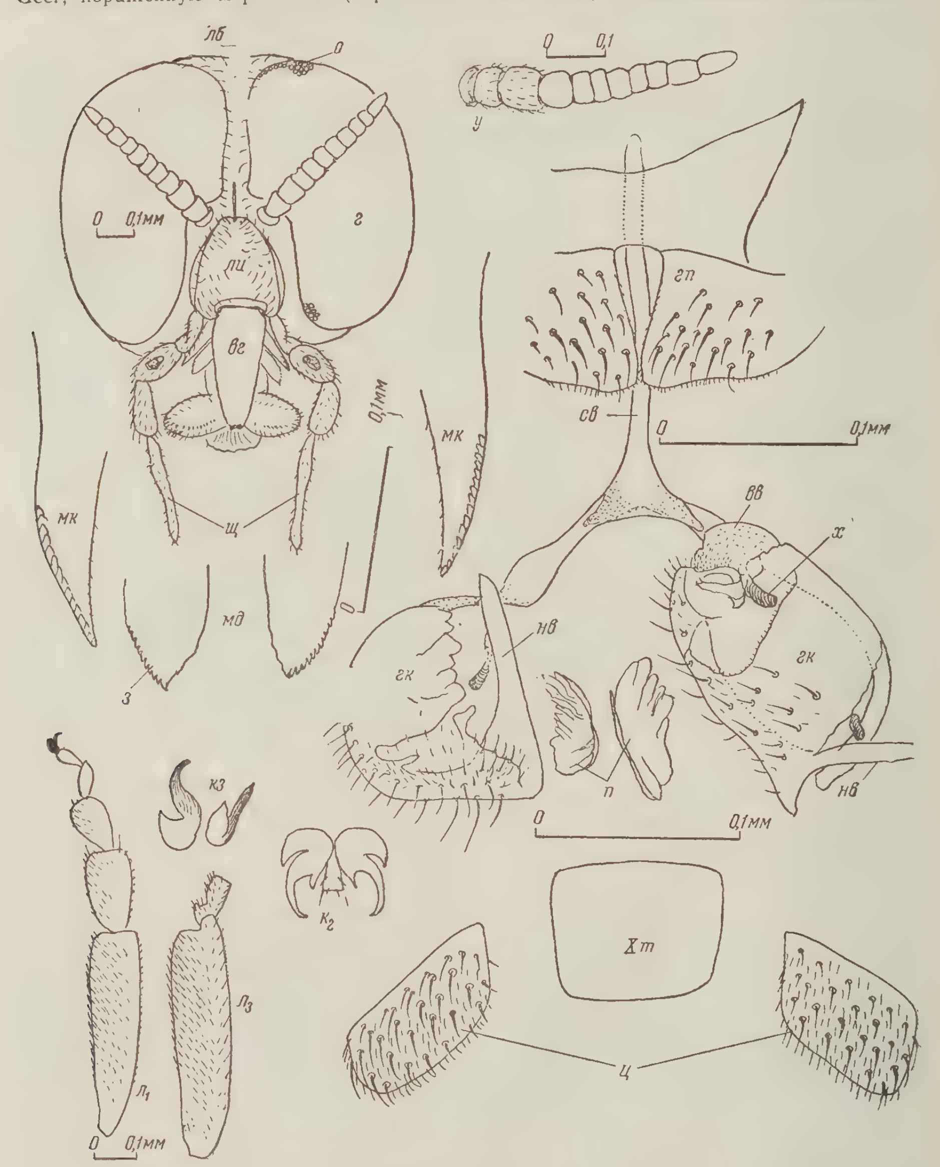
Гренье и Бертран (1949), описавшие интерсекса у S. auricoma Mg., считают, что заключения Дампфа (1944) о биологическом диморфизме, как и систематические построения Эндерлейна (1933), ошибочны и основаны на неправильной трактовке морфологического своеобразия интерсексов.

Мною два-три раза были найдены самцы со лбом, в последний раз — у Schönbaueria subpusilla Rubz. Однако я рассматривал это явление как уродство интерсексов. Основанием для такого заключения было, главным образом, то, что подобные самцы обычно погибали перед вылупливанием, что свойственно уродам, и добывались путем препарирования из куколок.

Причины и условия возникновения этих, как мы считали, уродств, оставались неизвестными. Описанный здесь интерсекс, как сказано, был заражен мермисами. Известно, что заражение перепончатокрылых веерокрылыми из рода Stylops ведет к так называемой стилопизации или превращениям пола, при которой самки пораженного хозяина

приобретают некоторые признаки самцов, иными словами возникают интерсексы. Напрашивалась мысль, не связана ли интерсексуальность у мошек с паразитизмом.

Чтобы проверить это, мы просмотрели популяцию Boophthora erythrocephala De Geer, пораженную мермисами (заражение — около 8%). При наружном осмотре не-



Детали строения интерсекса Simulium paramorsitans Rubz.

вв — ветви вилочки, *вг* — верхняя губа, *г* — глаз, *гк* — гонококсит, *гп* — генитальные пластинки, *з* — зубцы, *к* — коготки, *л* — лапка, *лб* — лоб, *лц* — лицо, *мк* — максиллы, *мд* — мандибулы, *нв* — наружный вырост гонококситов, *о* — омматидии, *п* — плевриты, *св* — стебелечек вилочки, *т* — тергит, *у* — усик, *х* — хитиновый вырост ветвей вилочки, *щ* — щупики, *ц* — церки. Цифра обозначает порядковый номер склерита

большой серии свежевылупившихся особей (70 самцов и 22 самки) в этой популяции был обнаружен один самец, у которого макро- и микроомматидии слабо различались между собою, т. е. наблюдался сдвиг признаков, сближавших эту особь самца с самками. При вскрытии ее в брюшке было обнаружено два незрелых червя (Merm.s sp.). Вопрос о связи интерсексуальности с паразитированием этим, конечно, не решается, но обнаружение в обоих случаях интерсексуальности и вместе с тем заражения мерми-

сами подтверждает мысль о возможной причинной связи этих явлений у мошек, как и у перепончатокрылых. Вместе с тем, предположение Дампфа (1944) о существовании двух форм самцов с различными биологическими функциями нам кажется необоснованным, и в свете описываемых здесь фактов представляется более вероятным объяснять нахождение самцов с признаками самок и обратно как гермафродитизм, причины и условия возникновения которого требуют дополнительного исследования.

ЛИТЕРАТУРА

Рубцов И. А., 1953. К морфологии наружных половых придатков двукрылых. Зоол. журн., т. XXXII, вып. 4.
Dampf A., 1944. The occurence of two male forms, dichoptic and holoptic in Simulium exiguum Roubaud (Diptera, Simuliidae), Canad. Ent., 76.
Edwards F. W., 1931. Simuliidae in «Diptera of Patagonia and South Chile», p. II, 4.
Enderlein G., 1933. Weiterer Ausbau des Systems der Simuliiden, Deutsche Entom. Zschr., 2/3.
Grenier P. et Bertrand H., 1949. Un cas d'intersexualité chez Simulium auricoma Mg. (Dipt.). Remarques concernant la question des mâles dichoptiques chez les Simuliidae, Bull. Biol. France et Belgique, 83, 4.
Puri J. M., 1933. A case of gynandromorphism in Simulium, Ind. Journ. Med. Res., 20.
Smart J., 1945. The classification of the Simuliidae (Dipt.), Trans. Roy. Ent. Soc. London, 95, 8.

ON THE GYNANDROMORPHS AND INTERSEXES IN BLACK-FLIES (SIMULIIDAE, DIPTERA)

I. A. RUBTSOV

Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR (Leningrad)

Summary

Gynandromorphism is seldom met with in black-flies. The author has found only 10 cases out of 100 000 individuals investigated. Intersexuality of different degrees is more often found. The intersex Simulium paramorsitans Rubz. described in the paper is symmetrical. The intermediate character of its features is particularly clearly manifested in the structure of the head, legs, genitalia, i. e. in the organs in which sexual dimorphism is clearly expressed. The head has a front though a narrow one. Tarsi not broad, as those in females but with the claws like those of males. There is a fork in genitalia but its ends (on the pleural area) are connected with gonocoxites. Gonostyles and gonosternit absent. The specimen of the described intersex was infected with mermitids. Another specimen with the features of intersexuality which was found in the same series of 92 specimens also was infected with mermitids. The author thinks the intersexuality in black-flies to be connected with the infection of the host with mermitids (endocrine system of black-flies may be injured) and to be similar in its evidence to the stylopization in Hymenoptera. The hypothesis of Dampf on two kinds of males in black-flies, as well as the formation of a new subfamily (Cnesiinae Enderlein) are apparently connected with the erroneous interpretation of the phenomenon of intersexuality.

ПРЕСНОВОДНАЯ ИХТИОФАУНА НЕКОТОРЫХ ПРИБРЕЖНЫХ ОСТРОВОВ ЯПОНСКОГО МОРЯ

Н. П. НОВИКОВ

Всесоюзный Тихоокеанский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (Владивосток)

Знание ихтиофауны пресноводных водоемов прибрежных островов Японского моря и других морей Дальнего Востока позволяет дополнить наши сведения как о недавнем геологическом прошлом окраины Восточной Азии, так и об особенностях развития и распространения пресноводных рыб в этом районе.

В Японском море, особенно в его западной части — в заливе Петра Великого, имеется много мелких и крупных островов, отделенных друг от друга и от материка подчас весьма широкими и глубокими проливами. Пресноводные водоемы большинства островов невелики по площади и зачастую представлены системой мелких ручьев и речек; изредка встречаются небольшие озера и искусственные пруды.

В основу настоящего сообщения положены результаты обследования пресноводных водоемов двух островов залива Петра Великого — острова Путятина и острова Попова летом 1956 г. Остров Путятина расположен в северо-восточной части залива и отделен от материка проливом Стрелок. Размеры острова невелики: наибольшая длина его не превышает 13, а наибольшая ширина — 4—6 *км*.

Пресноводные водоемы острова Путятина представлены оз. Гусиное и системой мелких ручьев. Оз. Гусиное располагается в юго-западной низменной части острова и у берегов покрыто разнообразным растительным покровом. В озере произрастает одно из интереснейших и редких в Советском Союзе растений — индийский лотос. Площадь озера — около 50 *га*, максимальные глубины не превышают 3 *м*. Озеро имеет небольшой, искусственно углубляемый сток к морю. В себя же оно не принимает сколько-нибудь значительных речек или хотя бы ручьев, и пополнение его водной массы происходит за счет подземных родников и частично за счет атмосферных осадков.

Ихтиофауна озера не богата и представлена четырьмя видами, относящимися к трем различным семействам. Наиболее богато в количественном отношении в озере представлено семейство Cyprinidae. Представитель семейства — серебряный продолговатый карась [Carassius auratus gibellio (Bloch)] настолько обычен, что является объектом любительского лова. Другой представитель Cyprinidae — красноперка восточная [Leuciscus brandti (Dybow.)] не является постоянным обитателем озера, но периодически заходит в него из моря по протоке. Семейство Cobitidae представлено в озере одним видом — лефуой [Lefua costata (Kessler)]. И, наконец, семейство Gasterosteidae представлено в озере девятииглой колюшкой (Pungitius pungitius L.).

Остров Попова расположен в группе островов, делящих залив Петра Великого на две части — Уссурийский и Амурский заливы. От ближайших островов — Русского и Рейнеке — отделен неширокими и мелкими проливами. По занимаемой площади он еще меньше, чем остров Путятина.

Пресноводные водоемы острова Попова представлены системой небольших речек и ручьев, имеющих, как правило, сток к морю. Каких-либо озер и других крупных водоемов на острове нет. Но несмотря на это, пресноводная ихтиофауна острова сравнительно богата и представлена шестью видами, относящимися к трем семействам.

Семейство Cyprinidae представлено на острове тремя видами (серебряный продолговатый карась, гольян суйфунский, маньчжурский озерный гольян). Наиболее часто встречается серебряный продолговатый карась [Carassius auratus gibellio (Bloch)]. Размеры пойманных экземпляров колебались в пределах от 14 до 15 *см*. Гольян суйфунский [Phoxinus czecanowskii suifunensis (Berg)] также довольно обычная рыба пресноводных водоемов острова, размеры пойманных экземпляров 9—12 *см*. Маньчжурский озерный гольян [Phoxinus percnurus mantschuricus (Berg)] встречается реже. Его длина колебалась в пределах от 7 до 8,5 *см*. Семейство Cobitidae представлено в водоемах острова двумя видами: щиповкой и гольцом сибирским. Щиповка [Cobitis taenia (Linne)] — весьма редкий вид; в наших пробах достигала 5-6 *см* длины. Голец сибирский [Nemachilus barbatulus toni (Dyb.)] (неправильно «усач») тоже очень редкий вид, его длина колебалась в пределах от 9 до 11,5 *см*. Семейство Gasterosteidae представлено девятииглой колюшкой [Pungitius pungitius (Linne)] очень малых (4—6 *см*) размеров.

Таким образом, пресноводная ихтиофауна острова Путятина представлена четырьмя, а острова Попова — шестью видами.

Каким же образом могла возникнуть такая различная в систематическом отношении ихтиофауна этих небольших пресноводных водоемов, отделенных от материковых водоемов значительной морской преградой? Что касается красноперки восточной и колюшки девятииглой, то их наличие в водоемах островов можно объяснить простым проникновением из моря, так как для обеих даже чисто морская вода не является чуждой средой. Для остальных видов этот путь неприемлем, так как они не выдерживают малейшего осолонения. Маловероятно и предположение об искусственном вселении в водоемы островов указанных видов, так как совсем недавно оба острова были совершенно безлюдны, да и ценность этих рыб не оправдывала бы затрат на их искусственное разведение.

Остается предположить, что ихтиофауна пресноводных водоемов островов Путятина и Попова берет свое начало с тех времен, когда оба они были частью материка, а их водоемы имели связь с материковыми пресноводными водоемами.

Г. У. Линдберг (1946, 1947), рассматривая вопрос о происхождении фауны типично пресноводных рыб бассейна Японского моря, исследуя геологическое прошлое Восточной Азии и распространение пресноводных рыб, указывает, что в четвертичную эпоху имели место сначала регрессия, а затем — трансгрессия моря, продолжающаяся и в настоящее время. Отделение островов Путятина и Попова от материка произошло, по всей вероятности, в более позднее время и, несомненно, связано с продолжающейся трансгрессией моря. Таким образом, вполне вероятно, что ихтиофауна рассмотренных пресноводных водоемов является реликтовой и берет свое начало от ихтиофауны материковых пресноводных водоемов.

ЛИТЕРАТУРА

Линдберг Г. У., 1946. Геоморфология дна окраинных морей Восточной Азии и распространение пресноводных рыб, Изв. Всесоюзн. геогр. об-ва, № 3.—1947. Происхождение фауны типично пресноводных рыб бассейна Японского моря, МОИП, вып. 3, т. 42.

FRESHWATER ICHTHYOFAUNA OF CERTAIN LITTORAL ISLS OF THE SEA OF JAPAN

N. P. NOVIKOV

All-Union Pacific Research Institute of Fishery Management and Oceanography (Vladivostok)

Summary

Certain freshwater bodies of water of the isls Putyatin and Popov located in the Bay of Peter the Great (the Sea of Japan) were studied by the author in 1956. In the above bodies of water represented by a system of small rivers, streams and small lakes a few species of the freshwater ichthyofauna were found.

On the Putyatin isle the following species were found: Carassius auratus gibellio (Bloch), Leuciscus brandti (Dybowski), Lefua costata (Kessler) and Pungitius pungitius L. The following ones were found on the Popov isle: Carassius auratus gibellio (Bloch), Phoxinus percnurus mantschuricus (Berg), Phoxinus czecanowskii suifunensis (Berg), Cobitis taenia L., Nemachilus barbatulus toni (Dybow.) and Pungitius pungitius L.

This rather rich ichthyofauna could not be brought to the isles artificially and appears to have taken rise at the period when these isles were connected with the continent, so that their bodies of water were connected with those of the continent too. The separation of the isles from the continent seems to be connected with the transgression of the sea still going on.

О ДВИЖЕНИИ ZEUS FABER L.

Ю. Г. АЛЕЕВ

Севастопольская биологическая станция Академии наук СССР

Изучение движения представителей Zeiformes представляет особенный интерес ввиду того, что эти рыбы, судя по всему, являются одними из ближайших родственников современных камбалообразных (Pleuronectiformes) [1].

Объектом нашего исследования были экземпляры Zeus faber L. длиной (до конца позвоночного столба) 12,0 и 22,5 *см*. Наблюдения производились в аквариумах Севастопольской биологической станции.

Zeus faber может двигаться двумя способами: посредством волнообразных изгибаний тела, как это свойственно громадному большинству рыб, и посредством ундулирования задних отделов спинного и анального плавников, во время чего, благодаря волнообразным изгибаниям пластинки плавника (по ней проходит волна спереди назад), возникают силы, толкающие рыбу вперед. Последний способ передвижения для рыб весьма редок и является обычным лишь для немногих групп, в частности для представителей Syngnathiformes, у которых весь спинной плавник действует как ундулирующая мембрана. Волнообразные изгибания задних отделов спинного и анального плавников у Zeus облегчаются сильно развитой способностью лучей этих отделов к поперечным отклонениям (в этом отношении Zeus близок представителям Pleuronectiformes, у которых лучи спинного и анального плавников также имеют значительную поперечную подвижность).

При медленном спокойном движении Zeus движется только благодаря действию задних (мягких) отделов спинного и анального плавников и грудных плавников. В этом случае тело и хвостовой плавник остаются неподвижными; изгибание тела происходит лишь при изменении направления движения в горизонтальной плоскости, когда все тело изгибается по траектории, а хвостовой плавник служит вертикальным рулем. При прямолинейном движении работают одновременно как спинной, так и анальный плавники, при повороте вверх — только анальный (нижняя часть тела получает толчок вперед, и передний конец тела поднимается), при повороте вниз — только спинной (верхняя часть тела получает толчок вперед, и передний конец тела опускает-

[1] См. Берг Л. С., 1955. Система рыбообразных и рыб, ныне живущих и ископаемых, изд. 2-е, Тр. ЗИН АН СССР, т. XX.

ся). При поворотах в горизонтальной плоскости задние отделы спинного и анального плавников отклоняются в ту сторону, в которую производится поворот, и одновременно продолжают свои волнообразные движения; в этом случае они выполняют одновременно и функцию пассивных рулей, находясь под углом к продольной оси тела, и функцию активных рулей, создавая своим движением дополнительную горизонтальную силу, направленную под углом к продольной оси тела.

При резких бросках Zeus движется посредством обычных для рыб волнообразных изгибаний всего туловища; задние отделы спинного и анального плавников в этом случае работают только как стабилизаторы, локомоторная их функция выключается.

Передние отделы спинного и анального плавников у Zeus выполняют функцию килей. При прямолинейном движении они слабо отведены от тела, при поворотах в горизонтальной плоскости расправляются сильнее. При резкой остановке или резком замедлении движения рыбы передние отделы спинного и анального плавников, одновременно с грудными и брюшными плавниками, максимально расправляются и играют роль тормозных устройств, увеличивающих лобовое сопротивление. Нитевидные отростки спинного и анального плавников (на последнем они очень слабо выражены) не имеют связи с движением и, видимо, служат целям маскировки.

Грудные и брюшные плавники выполняют функции горизонтальных и вертикальных рулей; грудные, кроме того, несут, как уже говорилось, локомоторную функцию. Если учесть чрезвычайную подвижность брюшных плавников и их большие размеры, то станет очевидным, что функция передних рулей в основном лежит именно на них.

При наблюдении за движением Zeus обращает на себя внимание склонность этой рыбы к пребыванию в накрененном положении. Очень часто Zeus при поворотах в вертикальной плоскости (как вверх, так и вниз) ложится на бок, причем после выполнения поворота некоторое время плывет боком, не испытывая, видимо, никакого неудобства от наклонного или почти горизонтального (бокового) положения. При быстрых поворотах в вертикальной плоскости не только Zeus, но и многие другие рыбы (например, представители родов Esox, Rutilus, Leuciscus, Alburnus, Chalcalburnus, Carassius, Cyprinus, Trachurus, Sarda и др.) ложатся на бок и осуществляют поворот путем латерального изгибания туловища, однако Zeus это делает особенно часто и не только при больших, но и при малых скоростях движения. Zeus зачастую принимает резко наклонное, почти горизонтальное положение, когда приближается к какому-либо подводному предмету, в частности к подводным камням; он то как бы замирает, осматривая поверхность скалы, то медленно движется вдоль нее вверх, вниз или вбок, оставаясь в наклонном положении и работая при этом грудными плавниками, а также задними отделами спинного и анального плавников.

Функциональный смысл выполнения поворотов в вертикальной плоскости путем латеральных изгибаний тела заключается в том, что при изгибании тела по траектории, которое, как правило, может быть осуществлено только посредством латеральных изгибаний (так как способность к дорсо-вентральным изгибаниям тела у большинства рыб ничтожна); сводятся к минимуму вредные поперечные силы сопротивления воды, возникающие при изменении направления движения жесткой балки, к которой можно (с точки зрения физики) приравнять тела большинства рыб в отношении способности к дорсо-вентральным изгибаниям. Таким образом, благодаря совмещению плоскости латеральных изгибаний с вертикальной плоскостью, достигается возможность легкого изгибания по траектории, что ведет к уменьшению вредных поперечных сил сопротивления воды и обусловливает выигрыш в силе, затрачиваемой рыбой при выполнении поворота. Этим и объясняется тот факт, что многие рыбы при повороте в вертикальной плоскости ложатся на бок и выполняют этот поворот путем латеральных изгибаний тела.

Принимая во внимание факт близкого родства Zeiformes и Pleuronectiformes, можно, как мы считаем, предположить, что тенденция к выполнению поворотов в вертикальной плоскости путем латеральных изгибаний тела, выраженная у Zeus значительно сильнее, чем у представителей других групп рыб (если не считать Pleuronectiformes), указывает на то, что именно этим путем могло возникнуть постоянное боковое (горизонтальное) положение тела у предков камбалообразных. Чтобы пояснить это, необходимо сопоставить значение поворотов в вертикальной плоскости для пелагических и придонных рыб.

Для рыб, не ведущих придонного образа жизни, повороты в горизонтальной и вертикальной плоскостях в процессе движения являются одинаково вероятными.

Рыбы придонные, в том числе и камбалы, часто переходящие от плавания к неподвижному пребыванию на грунте, чаще совершают повороты в вертикальной плоскости, чем в горизонтальной. В этом случае повороты в горизонтальной и вертикальной плоскостях при плавании также одинаково вероятны, однако число поворотов в вертикальной плоскости неизбежно увеличивается за счет выполнения их при посадке на грунт и отделении от него. Следовательно, при обычном (вертикальном) положении тела наиболее часто совершаемый придонной рыбой вид поворотов — поворот в вертикальной плоскости — выполняется наименее совершенным способом, т. е. посредством применения рулей при прямом туловище.

Изучение движения Zeus faber показывает, что в группе Zeiformes, весьма близкой к современным Pleuronectiformes (сравнительно с другими родственными группами), существуют рыбы, в частности Zeus faber, у которых выполнение поворотов в верти-

кальной плоскости путем латеральных изгибаний тела является правилом. Это, как нам кажется, указывает на то, что к боковому (горизонтальному) положению тела предки камбалообразных пришли благодаря частой замене при поворотах в вертикальной плоскости дорсо-вентральных изгибаний тела латеральными.

ON THE MOVEMENT OF ZEUS FABER L.

Yu. G. ALEYEV

Sevastopol Biological Station of the Academy of Sciences of the USSR

Summary

The movement of Zeus faber L. has a number of peculiarities, the main of which consists in the fact that when turning in vertical plane, Zeus, as a rule, lies down on a side and turns by means of lateral windings of the body. The functional sense of this fact consists of the combination of the plane of lateral body windings with the vertical plane due to which the body may wing along the trajectory. Thus, the adverse transversal forces of water resistance are brought to minimum and the fish gains in force spent when turning. Thus, the turns in vertical plane are facilitated in the most possible way by the lateral (horizontal) position of the body. These turns are more often made by benthal fishes, unlike pelagic ones, than the turns in the horizontal plane.

The study of the movement of Zeus faber shows that in the group of Zeiformes, the most closely related to recent Pleuronectiformes, there are fishes, Zeus faber in particular, which, as a rule, turn in vertical plane by means of lateral windings of the body. This fact seems to show that ancestors of Pleuronectiformes have developed the lateral (horizontal) position of the body due to often executed turns in vertical plane by means of lateral windings of the body when the fish lies down on a side.

НЕКОТОРЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ ОРНИТОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ В ЮЖНОЙ ЯКУТИИ

К. А. ВОРОБЬЕВ

Якутский филиал АН СССР

Свои исследования орнитологической фауны Якутии я начал с южной части этой страны. Мне удалось проникнуть в ненаселенные труднодоступные районы Алдано-Учурского хребта и в Олекмо-Чарское нагорье, пройдя на оленях свыше 800 *км* горной тайгой. Район наших исследований лежит к северу от Станового хребта, охватывая бассейны рек — верховьев Алдана, Тимптона, Гыныма, Чары, Токко, Мелы и Олекмы. Он расположен между 56° и 60° с. ш. и 119° и 132° в. д.

Чтобы охватить исследованиями более обширную территорию, лучше ознакомиться с разнообразными экологическими условиями различных ландшафтов и более подробно изучить биологию отдельных видов, мы постоянно старались в своей работе сочетать экспедиционный и стационарный методы исследований. В экспедициях принимали участие лаборанты зоологического отдела Якутского филиала АН СССР — В. И. Перфильев и И. С. Шитарев.

Обследованная нами территория представляет в большинстве случаев гористую, сильно пересеченную местность, особенно в районе Алдано-Учурского хребта, образующего сложную систему горных цепей и многочисленных отрогов.

Ниже я излагаю наиболее интересный собранный нами фактический материал. Он существенно дополняет наши знания как в области орнитогеографии, так и в изучении биологии отдельных видов восточноазиатских птиц.

Pernis ptilorhynchus orientalis Tacz. Хохлатый осоед найден нами на гнездовье в Олекмо-Чарском нагорье (Юго-западная Якутия). Это самое северное местонахождение данного вида; ранее он не был отмечен к северу от Станового хребта. Летом 1956 г. нам неоднократно приходилось наблюдать этих птиц в районе пос. Тяня (59° с. ш.). Здесь они держались в горной смешанной тайге, состоящей из лиственницы, сосны и ели с примесью березы и кедра. В августе я видел осоедов на лугу у р. Тяня (бассейн р. Олекмы). В коллекции Якутского филиала АН СССР есть 2 экз. этого вида, добытых летом 1954 г. О. В. Егоровым и А. А. Меженным на р. Токко. У данных экземпляров на затылке имеется хохол из удлиненных перьев, на горле — хорошо выраженное черное ожерелье.

Lagopus mutus kelloggae Grinnell. Тундряная куропатка гнездится в альпийской зоне Алдано-Учурского хребта, а также в южной части Олекмо-Чарского нагорья. Ле-

том 1955 г. мы нашли ее в высокогорной тундре, в верховье р. Орогдокит. Первый выводок еще нелетных пуховых птенцов мы встретили здесь 7 июля. Спустя несколько дней, поднявшись на плато (1800 *м*) в верховье рек Джелтулы и Суннагина, мы снова встретили выводки. 17 июля птенцы уже немного перепархивали. В Олекмо-Чарском нагорье тундряные куропатки встречаются только в его южной, более высокой части. Здесь мы нашли их в долине р. Мелы (левый приток р. Олекмы), а также на возвышенностях среди кедрового стланика. В пойме реки выводки держались среди травянистых зарослей или среди камней и кустарника. 16 июля 1956 г. птенцы были еще нелетные. Первые летные птенцы наблюдались здесь 19 июля.

Tetrao urogalloides Middend. Каменный глухарь относится к обыкновенным гнездящимся птицам Южной Якутии. Так как экология его мало изучена, то я излагаю здесь весь материал, который нам удалось собрать во время экспедиций. Весной 1956 г. разгар тока в Олекмо-Чарском нагорье был в первой половине мая. Начало кладки яиц приходится здесь на первые числа второй половины мая. 24 мая в лиственничной тайге с примесью молодых елок, недалеко от места тока, нами было найдено гнездо каменного глухаря. Оно было сделано на чистом, совершенно открытом месте, у ствола лиственницы и представляло углубление в почве, выложенное сухой трухой, кусочками коры лиственницы и небольшим количеством пуха насиживающей птицы. Диаметр гнезда 21,5 *см*. В гнезде было семь совершенно не насиженных яиц. По окраске и размеру они хорошо отличаются от яиц обыкновенного глухаря, так как имеют более интенсивный коричневый фон. Размеры яиц: 56,7 × 39,7; 56,0 × 40,0; 55,8 × 40,0; 55,1 × 39,9; 54,7 × × 39,3; 54,2 × 40,0; 52,6 × 39,0 *мм*.

Первые выводки каменного глухаря нам приходилось встречать здесь в первых числах июля. У молодых глухарей (самцы), добытых из выводка 1 августа, в оперении было уже довольно много черных перьев взрослого наряда. Пищу молодых глухарей, по нашим наблюдениям, в августе составляют ягоды, листья голубики и брусники, кобылки, гусеницы и муравьиные яйца. Вес добытых весной каменных глухарей: самцов — 3190 *г*, 3290 *г*; самки — 1690 *г*. Осенью вес самцов достигает — 4100 *г*.

Chaetura caudacuta caudacuta Latham. Колючехвостый стриж наблюдался экспедицией на гнездовье в Алдано-Учурском хребте спорадично — в нижнем течении р. Илли (от устья р. Куранах, 57°30′ с. ш.), а также по среднему течению р. Гыным. Эти стрижи летали над озером и, вероятно, гнездились здесь же в дуплистых деревьях.

Spinus spinus L. Во время экспедиции в Олекмо-Чарском нагорье летом 1956 г. нам неоднократно приходилось встречать чижей в горной тайге по среднему течению р. Тяня (бассейн Олекмы). Это самое северное местонахождение вида в Восточной Азии.

Pyrrhula cineracea Cabanis. Серый снегирь, ранее не отмеченный для Якутии, найден нами в гнездовой период в Учурском районе, в тайге, по среднему течению р. Гыныма. Здесь 13 августа на опушке лиственничной тайги мною была добыта пара (самец и самка) этих снегирей.

Pinicola enucleator pacatus Bangs. Восточносибирский щур гнездится в субальпийской зоне Алдано-Учурского хребта. В гнездовой период этот вид встречается здесь исключительно в зарослях кедрового стланика, на высоте 1100—1700 *м* над ур. м. 19 июня в районе прииска Спокойного, на вершине горы, поросшей кедровым стлаником [1] и отдельно стоящими лиственницами, мною было найдено гнездо щура. Оно помещалось на кедровом стланике, у ствола, на высоте 146 *см*. Основание гнезда было сделано из тонких веточек кустарниковой березы и голубики; лоточек выложен сухими иглами кедрового стланика, от чего он имел своеобразную коричневую окраску. Размер лоточка: 68×77 *мм*, глубина — 31 *мм*. В гнезде было четыре яйца; они оказались уже сильно насиженными. Окраска яиц — голубовато-зеленая с лиловыми и бурыми пятнышками, образующими на тупом конце яйца лиловый венчик. Кроме того, по яйцу разбросаны редкие темные, почти черные пятна. Яйца имеют удлиненную форму. Размеры их: 16,9×26,6; 17,1×26,2; 17,2×27,7; 17,6×25,5 *мм*. На гнезде сидела самка, самца около гнезда не было. Добытая самка имела большое наседное пятно.

Второе, по-видимому, прошлогоднее гнездо щура было найдено мною в бассейне р. Джелтулы, в подгольцевой зоне (1700 *м*), в зарослях кедрового стланика. Оно было сделано у ствола, в развилке ветвей небольшого кустика стланика, на высоте всего лишь 67 *см*. У самца, добытого 12 июля, семенники достигали 6 *мм* длины. В пищеводе добытых птиц найдены очищенные орехи кедрового стланика, а у одной — какая-то мелкая гусеница.

Leucosticte arctoa pustulata Licht. Горный вьюрок найден нами во второй половине июля в альпийской зоне Алдано-Учурского хребта. Здесь, на высоте 1800—2000 *м*, он занимает скалистые участки хребта.

Emberiza chryzophrys Pall. В качестве обыкновенной гнездящейся птицы мы нашли желтобровую овсянку в Олекмо-Чарском нагорье (Юго-западная Якутия). Кроме того, мы добыли 18 июня 1955 г. 1 экз. у г. Алдана. Эта овсянка встречается как в лиственничной, так и в смешанной тайге; мы находили ее также близ опушек елового леса. Необходимым условием для ее гнездования является наличие небольших елочек, на которых она помещает свое гнездо. В холодную и позднюю весну 1956 г. первые Emberiza chryzophrys появились в районе Токко на р. Чаре (60° с. ш.) 22 мая. В это время

---

[1] Кедровый стланик достигает здесь очень больших размеров — до 5,5 *м* высоты.

семенники добытых птиц были уже сильно развиты и достигали 10 *мм* длины; 8 июня семенники имели 13 *мм* длины. Постройка гнезд происходит в последних числах мая и в первых числах июня. Нами были найдены два гнезда этой овсянки. Ниже я даю их краткое описание.

1. Олекминский район, окрестности пос. Тяня (59° с. ш.), 9 июня 1956 г. Горная лиственничная тайга с примесью ели, сосны и кедра. Гнездо было сделано очень открыто, в 3 *м* от тропы, и помещалось между двумя маленькими елочками, на высоте 83 *см.* Гнездо было сделано исключительно из сухих стеблей травы, лоточек был выложен тонкими черными стебельками и белой шерстью северного оленя. Размер лоточка 6×6,5 *см,* глубина его 4,5 *см.* В гнезде было пять совершенно не насиженных яиц. Окраска их: по серовато-беловатому фону разбросаны бледно-серовато-лиловые пятна и легкие черновато-бурые линии, завитки и пятна. Яйца матовые, без блеска. Размеры их: 19,4×14,6; 19,1×15,0; 19,0×14,8; 19,0×14,7; 18,9×14,6 *мм.* Самка сидела на гнезде очень крепко. Добытая самка имела большое наседное пятно. Яичник не содержал уже крупных фолликул. В желудке были хитиновые остатки насекомых.

2. Олекминский район, среднее течение р. Тяня (правый приток р. Токко), 25 июня 1956. На опушке леса у реки. Гнездо было сделано на елочке, у ствола, на высоте 125 *см.* В гнезде было одно яйцо и три маленьких голых птенца. Самка сидела на гнезде. Самец подлетал к гнезду с кормом в клюве (насекомые).

Только что покинувшие гнездо, еще очень плохо летающие птенцы желтобровой овсянки наблюдались нами в пойме р. Тяня 5 июля. У добытого здесь птенца маховые и рулевые перья еще не отросли.

Emberiza rutila Pall. Рыжая овсянка впервые обнаружена в фауне Якутии. А. Ф. Миддендорф нашел ее в Становом хребте, а Ткаченко — на р. Мае, в 150 *км* ниже с. Нелькан. Летом 1956 г. мы нашли этот вид в Олекмо-Чарском нагорье, в междуречье Токко-Тяня. Здесь его распространение носило явно спорадический характер, но в районе сел. Тяня (59° с. ш.) рыжие овсянки не представляли редкости. В других местах, на всем протяжении нашего большого маршрута вверх по р. Тяня мы рыжих овсянок нигде больше не встречали. В окрестностях сел. Тяня рыжие овсянки населяли сырые участки лиственничной тайги с примесью березы и сосны. В конце первой половины июня (12—14 июня) самцы интенсивно пели. У добытых нами птиц семенники были сильно развиты и достигали 10 *мм* длины. В желудке у одной из овсянок я обнаружил две каких-то желтых гусеницы.

Emberiza pallasi polaris Midd. Полярная овсянка принадлежит к обыкновенным гнездящимся видам Алдано-Учурского хребта. Мы нашли ее на гнездовье по рекам Тырканда и Орогдокит (900—1500 *м* над ур. м.), а также на плато в истоках р. Илли (1800 *м* над ур. м.). Летом 1955 г. нам удалось найти два гнезда полярной овсянки. Ввиду того, что биология ее размножения почти совершенно не изучена, я даю здесь описание гнезд.

1. Пойма р. Тырканда, Алданского района, 23 июня 1955 г. Гнездо было найдено на большом острове, поросшем кустарниковой березой, голубикой, кустарниковой лапчаткой (Potentilla fruticosa) и ивняком (Salix). Оно находилось в нескольких метрах от берега, на земле, и было хорошо закрыто сверху нависшими ветвями ивы. На гнезде сидел самец. Гнездо было сделано исключительно из сухой травы: наружный слой — из более грубой, внутренний — из тончайших сухих стебельков. Размер лоточка 45×60 *мм*, глубина 40 *мм.* В гнезде было пять ненасиженных яиц. Размеры яиц: 13,0×18,2; 13,4×18,0; 13,6×18,4; 14,0×18,4; 14,0×18,4 *мм.*

2. Пойма р. Орогдокита, Алданского района, 5 июля 1955 г. Гнездо помещалось не на земле, а в маленьком кустике ивы, среди кустарниковой березы и кустарниковой лапчатки, на высоте 16 *см.* Оно было сделано довольно небрежно из сухой травы, причем наружный слой — из более грубой и толстой, а внутренний — из более тонкой. Лоточек выложен тончайшими сухими стебельками. Размер лоточка 55×60 *мм*, глубина 40 *мм.* В гнезде было пять сильно насиженных яиц (эмбрионы с хорошо развитым эмбриональным пухом). Размеры яиц: 14,0×18,0; 14,0×18,1; 14,0×18,4; 14,0×18,5; 14,1×18,6 *мм.* Окраска яиц: по коричневатому фону с легким лиловатым оттенком разбросаны темно-коричневые и почти черные точки, пятнышки, жилки и черточки разнообразной величины, формы и интенсивности окраски. На гнезде сидел самец.

21 июля в истоках р. Илли, на небольшом плато (на высоте 1800 *м* над ур. м.), поросшем кустарниковой березой, кустиками ивняка и кое-где — кедровым стлаником, я наблюдал парочку Emberiza pallasi, собиравших корм (насекомых) для птенцов.

Eremophila alpestris flava Gm. Обыкновенная гнездящаяся птица альпийской зоны Алдано-Учурского хребта. Экземпляры нашей коллекции добыты на горных плато, на высоте 1700—1900 *м* над ур. м., в бассейне р. Джелтулы. Взрослая самка, добытая 12 июля, имела хорошо развитое наседное пятно. Птица линяла — сменялись некоторые первостепенные маховые перья. 13 июля добыт лётный птенец, с неотросшими еще рулевыми перьями. Спустя несколько дней мы наблюдали хорошо летающие выводки рогатых жаворонков на плато в истоках рек Джелтулы и Суннагина. Весенний пролет у Токко на р. Чаре (Олекминский район) отмечен нами с 4 по 26 мая 1956 г. Семенники самцов, добытых 18 мая, были значительно развиты и достигали 4,5 *мм* длины. Яичники самок в это время едва начинали развиваться.

Осенний пролет этого вида мы наблюдали в 120 *км* выше Якутска, по берегам Лены, с 13 по 25 сентября.

Phylloscopus proregulus proregulus Pall. Эта пеночка гнездится в горной тайге Алдано-Учурского хребта. 15 июля 1955 г. мы наблюдали в верховье р. Джелтулы, среди лиственничной тайги с примесью кедрового стланика, ели, березы и рябины интенсивно поющих самцов этого вида. Пеночки держались по вершинам старых лиственниц и подолгу пели, сидя на одном месте. Весной 1956 г. первые корольковидные пеночки появились в районе Токко на р. Чара (60° с. ш.) 31 мая. Семенники добытых в это время птиц были уже хорошо развиты и достигали 5 *мм* длины. Довольно часто встречались корольковидные пеночки в гнездовой период в тайге по нижнему течению р. Тяня, где они заметно предпочитали еловые насаждения.

Bradypterus thoracicus Blyth. Малая пестрогрудка — очень мало известная птица, имеющая сравнительно ограниченный и разобщенный на две территории ареал. Она встречается от Алтая до среднего течения Амура, а также в горной части Маньчжурии. Вторая территория ареала простирается от Сычуани до Кашмира. Летом 1956 г. я нашел этот вид на гнездовье в Олекмо-Чарском нагорье, в бассейне среднего течения р. Олекмы (58° с. ш., 121° в. д.). Это самое северное нахождение данного вида. Здесь, 23 июля на высоте примерно 1000—1100 *м* над ур. м., в широкой долине р. Мелы (левый приток р. Олекмы), среди травянистого луга, поросшего местами кустиками ивы, кустарниковой лапчаткой (Potentilla fruticosa) и таволгой (Spiraea salicifolia), я слушал песню пестрогрудки. Она звучит как много раз повторяемое «ззи-ззи-ззи». Пенье можно слышать лишь утром и вечером, перед заходом солнца. Судя по интенсивному пенью самцов, самки в это время, вероятно, сидели на гнездах. Несмотря на продолжительные поиски в травянистых зарослях, найти их гнездо так и не удалось. Мною были добыты здесь два поющих самца. Размеры их: 1) длина тела 123 *мм*, крыло 52 *мм*, хвост 44 *мм*, клюв от лобного оперения 10 *мм;* 2) длина тела 114 *мм*, крыло 53 *мм*, хвост 43 *мм*, клюв от лобного оперения 9 *мм*. Семенники были хорошо развиты и достигали 6 *мм* длины.

Larvivora sibilans Swinhoe. Летом 1956 г. мы нашли соловья-свистуна в Олекмо-Чарском нагорье. Здесь, в нижнем течении р. Тяня (правый приток р. Токко) он не представлял редкости. Его характерное пенье нам часто приходилось слышать в июне в тайге по течению р. Тяня. Соловей-свистун населяет здесь как опушки еловых или лиственничных лесов с примесью березы, сосны и ольхи, обычно сильно захламленные, так и мелколесье, состоящее из лиственницы, ели и березы.

Larvivora cyane Pall. Синий соловей найден нами в гнездовой период в низовье р. Тяня в Олекмо-Чарском нагорье. Здесь он не представляет редкости, населяя часто один и тот же биотоп вместе с соловьем-свистуном. Кроме того, я добыл синего соловья 18 июня 1955 г. в районе Алдана. Здесь, на склоне горы в молодом смешанном лесу, состоящем из березы, лиственницы, ели, пихты, кедра, ольхи и рябины, мы слышали двух поющих самцов этого вида.

Cyanecula svecica L. В Алдано-Учурском хребте варакушка была мною добыта 7 июля 1955 г. среди зарослей кустарниковой березы (высокогорная тундра), в верховье реки Орогдокита. Добытая птица — (самка) с большим наседным пятном. Яичник был в состоянии покоя. Дата добычи, наличие наседного пятна и поведение варакушки определенно указывали на гнездовье здесь этого вида. Нахождение варакушки на гнездовье в Алдано-Учурском хребте представляет значительный интерес, так как, по литературным данным, эта территория не включалась в известный ареал данного вида.

Prunella montanella Pall. Завирушка также найдена нами на гнездовье в Алдано-Учурском хребте. Экземпляры нашей коллекции добыты 13 июля в бассейне р. Джелтулы в лиственничной тайге с примесью кедрового стланика на высоте примерно 1400—1500 *м* над ур. м. В это время было еще слышно интенсивное пенье самцов. Хорошо выраженный осенний пролет наблюдался нами с 20 по 26 сентября 1956 г. в 120 *км* от Якутска выше по р. Лене. Завирушки держались поодиночке или маленькими группами по 3—4 экз. в перелесках, а также на островах Лены.

Prunella collaris erythropygia Swinhoe. Альпийская завирушка — обыкновенная гнездящаяся птица Алдано-Учурского хребта. Она населяет здесь высокие области гор, выше древесной растительности (1800—2100 *м* над ур. м), занимая в период гнездования скалистые или каменистые участки высокогорья. Добытые 12 июля на вершине гольцов в бассейне р. Джелтулы самки и самец имели хорошо выраженное наседное пятно. Птицы были заняты выкармливанием птенцов. Через несколько дней, 17 июля, на самой вершине горы, в истоках р. Суннагина, я наблюдал вылетевших из гнезда птенцов, которых выкармливали самец и самка. Птенцы были еще с неотросшими рулевыми и маховыми перьями и едва перелетали. 25 июля, на склоне горы в истоках р. Джелтулы, среди каменистых россыпей и зарослей кедрового стланика, был встречен выводок. Молодые уже хорошо летали, издавая время от времени громкий своеобразный писк. Старые птицы продолжали кормить их.

Cinclus cinclus leucogaster Bp. Белобрюхая оляпка принадлежит к гнездящимся птицам Алдано-Учурского хребта. Летом 1955 г. мы нашли ее в верховье р. Суннагина (приток р. Алдана) на высоте 1800 *м* над ур. м. Здесь 19 июля на горном озере, у водопада мы добыли самца и самку. Самка имела хорошо выраженное наседное пятно. Оляпки, по-видимому, были заняты выкармливанием птенцов и прилетали на озеро за кормом. По рекам Орогдокит, Джелтуле и Илли, несмотря на их крутое падение в верхнем течении и наличие водопадов, оляпок мы не наблюдали.

CERATIN RESULTS OF THE ORNITHOLOGICAL STUDIES IN SOUTHERN YAKUTIA

K. A. VOROBJEFF

Yakutsk Branch of the Academy of Sciences of the USSR

S u m m a r y

Ornithological studies were carried out by the author in Yakutia in summer 1955 and 1956.

For the first time in Yakutia the following bird species were found nesting: Pernis ptilorhynchus orientalis, Spinus spinus, Pyrrhula cineracea, Emberiza rutila, Bradypterus thoracicus, Prunella collaris erythropygia and Cinclus cinclus.

Besides, a number of findings very interesting in zoogeographical aspect was made (Grus monachus, Chaetura caudacuta, Larvivora sibilans, Larvivora cyane) and large new material on the reproduction biology of little known species (Tetrao urogalloides, Pinicola enucleator pacatus, Emberiza chryzophrys, Emberiza pallasi polaris), was collected.

РЕЦЕНЗИИ

Ю. М. МАРКОВСКИЙ, **ФАУНА БЕСПОЗВОНОЧНЫХ НИЗОВЬЕВ РЕК УКРАИНЫ, УСЛОВИЯ ЕЕ СУЩЕСТВОВАНИЯ И ПУТИ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ**. Академия наук Украинской ССР, Ин-т гидробиологии, ч. I, 1953, ч. II, 1954, ч. III, 1955, 700 стр., 284 табл., 191 рис.

Рецензируемая работа представляет собой обширную трехтомную монографию по фауне низовьев и эстуариев крупнейших впадающих в Черное море рек — Днепра с Бугом, Днестра и Дуная.

В гидробиологической литературе немного таких монографий, посвященных одному водоему. По масштабу и широте охвата темы книга Ю. М. Марковского должна быть поставлена в один ряд с монографиями С. А. Зернова и К. М. Дерюгина по Черному и Белому морям, А. Л. Бенинга — по Волге. Книга как бы дополняет известную монографию Л. А. Зенкевича «Фауна и биологическая продуктивность моря» в разделе о пограничных с морями эстуарных системах южных морей.

Вышедшие из печати три части не исчерпали замысла автора, внезапно скончавшегося при подготовке к печати четвертой и пятой частей. Последние должны были быть наиболее интересными, так как в них автор предполагал дать обзор систематики и экологии каспийской фауны в бассейне Северного Причерноморья (с описанием ряда новых для науки видов) и сравнительный анализ материала предшествующих частей с обобщениями. Но и вышедшие из печати книги содержат обширный и чрезвычайно ценный материал — результаты неутомимых исследований Ю. М. Марковского и его учеников, продолжавшихся с исключительной интенсивностью в течение 8 лет (1945—1952).

Первая часть посвящена водоемам эстуария Днестра, вторая — Днепровско-Бугскому лиману, третья — водоемам эстуария Дуная. Каждая часть содержит подробное описание состава и распределения донной, придонной и планктонной фаун соответствующих водоемов.

Во вводной главе первой части автор дает описание применявшейся им методики исследований и, в частности, описание сконструированных им новых моделей количественных тралов, позволивших осуществить количественный учет столь широко распространенного в бассейне наших южных морей планктобентоса. Затем следует изложение материала по отдельным водоемам.

Автор последовательно выдерживает «биоценотический» подход к фауне и везде четко выделяет, как он выражается, «ценозы», указывая их видовой состав, руководящие формы, количественные соотношения отдельных форм и условия, в которых ценоз обитает. Характеристику структуры и количественных соотношений в ценозах автор дает, следуя методике Л. А. Зенкевича, в которой используется индекс $\sqrt{bp}$ (bp — произведение средней биомассы на встречаемость). Эта методика, позволяющая четко выделить руководящие и «характерные» формы и связать их с определенными условиями среды, дала автору возможность разобраться в сложной и генетически разнородной фауне исследованных им водоемов.

Очень важно, что такой биоценотический подход проводится им не только по отношению к бентосу, но и применительно к планктобентосу и зоопланктону. Автор совершенно правильно указывает на то, что, несмотря на изменчивость и динамичность планктона, он даже в небольших водоемах не представляет единого целого и при внимательном исследовании легко распадается на ценозы или комплексы, связанные с определенными условиями и обладающие определенными руководящими формами. По отношению к планктону понятие комплекса или ценоза применялось лишь очень немногими авторами, а понятие об особых планктобентических или придонных ценозах введено автором, по-видимому, впервые.

Среди планктонных ценозов или, как их здесь чаще называет автор, комплексов в исследованных районах наиболее распространенными оказались комплексы с преобладанием копепод; широко распространены также комплексы с преобладанием коловраток; в летние месяцы возникают комплексы с преобладанием кладоцер—дафний или хищных форм.

Наиболее подробно рассмотрены автором зоопланктонные комплексы Днепровско-Бугского лимана. При рассмотрении их автор строит введенные в науку Л. А. Зен-

кевичем «экологические ареалы» планктонных организмов, используя для графика в качестве одного фактора соленость, а в качестве второго — сезон года. Это делается им на том основании, что не удается установить зависимости между количеством определенного вида и температурой воды. К температуре вводится как бы еще поправка на стадию жизненного цикла (определяемую или направлением изменения температур, или временем года). Хотя такой прием представляется не вполне правомерным, получающиеся графики позволяют установить, при каких соленостях и в какое время года данный вид дает максимальное развитие.

Между прочим, изучение зоопланктона Днепровско-Бугского лимана обнаружило его исключительное богатство. Биомасса зоопланктона здесь выше, чем в других водоемах северо-западного района Черного моря, и выше, чем в Азовском море. Интересно также, что в Бугском лимане, где бентос в среднем значительно богаче (145—251 *г/м²*), чем в Днепровском (82—149 *г/м²*), зоопланктон, напротив, значительно беднее. Таково же соотношение между Днепровским лиманом и Азовским морем, где бентос в среднем еще богаче (322 *г/м²*, по Воробьеву), чем в Бугском лимане. Приводимые автором цифры биомассы зоопланктона в Днепровском лимане необычайно велики. Так, средняя биомасса зоопланктона в июле 1951 и 1952 гг. в средних и восточных частях лимана составляла 19,739—34,096 *г/м³*, а на отдельных ограниченных участках лимана и на отдельных станциях достигала поистине колоссальных величин — 97,077—193,600 *г/м³*! Приведенные цифры имели место при массовом развитии личиночных стадий донных беспозвоночных, особенно двустворчатых (монодакны и дрейссены), количество которых иногда превышает 0,5 млн. в 1 *м³*. Однако и без участия личинок планктонные рачки и коловратки могут давать огромную численность (свыше 4 млн. экз. в 1 *м³*) и очень высокую биомассу (до 9,4 *г/м³*).

Очень ценно то, что автор особое внимание уделяет планктобентосу (который он называет бентонектоном). Благодаря применению количественных тралов собственной конструкции автору удалось выявить планктобентические биоценозы, состоящие почти исключительно из мизид, и установить развиваемую ими биомассу. Оказалось, что эти биоценозы состоят в основном из каспийских мизид парамизис (только в солоноватых водах приморья преобладает мизида Mesopodopsis), развивающихся нередко в массовых количествах, но дающих биомассу более низкую, чем бентос, обычно порядка нескольких грамм на 1 *м²* (от 0,2 до 6,3 *г/м²*) и лишь в некоторых случаях достигающую 70 *г/м²* (в лиманах Дуная). Занявшись специально биологией мизид, автор выяснил некоторые неожиданные ее черты, в частности отсутствие суточных вертикальных миграций (что мы обнаружили и на Дону), относительную, по сравнению со взрослыми особями, стойкость молоди к колебаниям температуры и пониженному содержанию кислорода.

Интересна приводимая автором для Днепровско-Бугского лимана кривая изменения биомассы планктобентоса в связи с изменением солености, показывающая, что и в этой специфической группировке проявляется то же депрессирующее влияние солоноватых вод (в данном случае солености 2—4‰), которое было показано Ремане на фауне Балтийского моря.

Наиболее подробно автор описывает донные (бентические) ценозы. Для каждого ценоза им, как и другими авторами, следовавшими методике Л. А. Зенкевича, дается таблица видового состава с количественными данными и диаграмма с кривой индексов, а в ряде случаев — еще кривые встречаемости и экологические ареалы руководящих форм. Для оценки роли отдельных ценозов в бентосе водоема в целом автор применительно к лиманам Дуная вводит еще так называемые «ценологические спектры». Многие ценозы разбиваются им на «варианты», отличающиеся по соотношению форм при том же руководящем виде. Всего найдено в Днепровском эстуарии 17 ценозов, в Днепровско-Бугском — 19 и в Дунайском — тоже 19. Многие из этих ценозов имеют очень ограниченное распространение, встречаясь в виде небольших пятен.

Автор очень ясно показывает ту чрезвычайно важную роль, которую играет в фауне эстуарных систем Северного Причерноморья каспийская фауна. Каспийские виды оказываются руководящими во многих донных и придонных ценозах и в некоторых планктонных. Вообще каспийским элементам в фауне автор уделяет особое внимание, что совершенно естественно в виду особого интереса, который они возбуждают у каждого биолога своим своеобразным систематическим составом и происхождением. Для каждого эстуария приводится список обитающих в нем каспийских видов, а для Днепровско-Бугского и Дунайского — всех вообще найденных в них беспозвоночных.

Большой интерес представляют приведенные автором данные по биологии некоторых широко распространенных каспийских видов. Хотя основной материал по экологии и биологии должен был содержаться в четвертой, не написанной части, автор все же сообщил некоторые наиболее интересные данные уже во второй и третьей частях. Для характеристики биологии отдельных видов Ю. М. Марковский использует не только данные своих исследований на водоемах, но также литературные материалы и результаты некоторых лабораторных наблюдений и опытов. Наиболее подробно дана характеристика биологии дрейссены (Dreissena polymorpha), монодакны (особенно Monodacna pontica), мизид парамизис (особенно Paramysis sarsi); менее подробно — моллюсков Adacna plicata-relicta, Micromelania, Clessiniola, полихет Hypania и Hypaniola, ракообразных Pontogammarus maeoticus, Corophium nobile, Mesopodopsis и неко-

торых других. В большинстве случаев это — или плохо изученные, или вовсе не изученные со стороны их биологии виды, и биологические очерки автора могли бы послужить темами самостоятельных статей. Для многих из них автор пользуется упомянутым выше методом вычерчивания «экологических ареалов», а для мизид применяет особый прием — составление так называемых биограмм, позволяющих уяснить стадии жизненного цикла в различных водоемах в зависимости от времени года и температуры воды.

Сочетание биоценотического и аутэкологического подхода позволило автору выяснить ряд очень интересных и важных особенностей каспийской фауны Северного Причерноморья. Теоретически и практически важно установление экологических форм, «экотипов» у некоторых видов ракообразных и моллюсков, в частности у мизид Paramysis. У обоих видов Paramysis, как показал автор, существуют две ясно разграничиваемые популяции — реофильная, более требовательная к кислороду и обитающая в проточных водоемах, и стагнофильная, менее требовательная к кислороду и населяющая стоячие водоемы. Это обстоятельство необходимо учитывать при работах по акклиматизации каспийских форм в новых водоемах, о чем автор говорил в 1952 г. на конференции по акклиматизации.

Другой весьма интересный вывод автора — это обнаруженная им относительно бо́льшая пелофильность каспийских видов в водоемах эстуария Дуная и Днестра по сравнению с эстуариями Днепра, Дона и других рек. Каспийская фауна, обитающая в Азовско-Черноморском бассейне, как было показано предшествовавшими исследованиями, в целом оксифильна и предпочитает жесткие или слабо заиленные грунты, избегая сильного заиления. Однако оказалось, что в лиманах дельты Дуная и отчасти Днестра она развивается в больших количествах и в условиях сильного заиления, а иногда распространяется даже на черные восстановленные илы. Роль каспийской фауны в дельте Дуная выше всего не в лито- и псаммофильных биоценозах, а в условиях «мейопелофилии», т. е. значительного, хотя и не чрезмерного заиления, наблюдающегося на серых илах лиманов. Большая выносливость каспийских видов к накоплению органических веществ, наблюдающаяся совместно с полной пресноводностью их, при которой неблагоприятной оказывается даже олигогалинная вода, по мнению автора, выработалась в результате длительного приспособления к жизни в отделившихся от эстуария и медленно заиливавшихся лиманах.

Исследования фауны в эстуариях Причерноморья отчетливо подтверждают высказанную нами ранее оценку каспийской фауны как весьма жизнеспособной и не только склонной к массовому развитию, но могущей даже вытеснять представителей других фаунистических комплексов. Ю. М. Марковский неоднократно указывает на то, что каспийские (по преобладающим видам) ценозы в совершенно пресных водоемах дают более высокую среднюю биомассу, чем пресноводные, и приводит цифры чрезвычайно высокой биомассы, развиваемой в отдельных случаях некоторыми видами. Так, гаммарида Pontogammarus maeoticus дает иногда биомассу до 1397 *г/м*^{2} и даже 2000—2500 *г/м*^{2}, а дрейссена (D. polymorpha) — до 4937 *г/м*^{2}. Автор рецензируемой книги прямо говорит о том, что столкновение каспийской фауны с пресноводной (со средиземноморской она в основной массе не сталкивается вследствие иных требований к солености) приводит обычно к вытеснению или угнетению последней, правда при условии благоприятного газового режима.

Между прочим, приводимые в книге данные по распространению отдельных видов при различной солености подтверждают и другое положение относительно экологии каспийской фауны — полную приспособленность ее, в условиях Азовско-Черноморского бассейна, к пресным водам. В настоящее время, после исследований Ю. М. Марковского, кажется, уже почти не остается каспийских видов, обитающих в этом бассейне только в осолоненных водах. Даже планктонные полифемиды (Cercopagis, Corniger), обитающие в Азовском бассейне только в солоноватых водах, найдены в дельте Дуная также в совершенно пресных лиманах.

Вообще эти пресные дунайские лиманы (Ялпуг, Катлабуг, Кагул и др.) представляют собой в высшей степени интересные водоемы, настоящие, как пишет автор, воспроизводя выражение А. А. Остроумова, «уголки плиоценового моря», сохранившие лучше, чем какие-либо другие водоемы, древнюю каспийскую фауну. Это настоящие реликтовые озера, населенные настоящими реликтами (но, с нашей точки зрения, в основной массе не плиоценовыми, а позднеледниковыми). Во многом сходен с ними Бугский лиман, также носящий характер реликтового водоема, как бы отрезанного Днепровским, и чрезвычайно богатый каспийской фауной, особенно разнообразной и многочисленной в биоценозах дрейссены и адакны. В этих биоценозах наблюдается пышный расцвет каспийской фауны и особенно массовое развитие дрейссенид и кардиид, которые дают невиданно высокую биомассу — в среднем около 3 *кг/га*.

Между прочим, в Бугском лимане также наблюдается образование более пелофильных популяций или экотипов некоторых видов (дрейссены, некоторых мизид).

Исследования автора подтвердили обнаруженное уже ранее относительное богатство каспийской фауны в Северном Причерноморье по сравнению с бассейном Азовского моря. Оно сказывается не только в более высоком проценте по биомассе представителей каспийской фауны в биоценозах, но и в значительно большем числе видов. Если для Дона мы насчитывали 49 видов беспозвоночных (для Кубани всего 23), то для Днепра с Бугом, по данным Ю. М. Марковского, имеется не менее 69 (до его

исследований мы насчитывали там 66 видов), а для Дуная — 64 (по нашим прежним подсчетам — 47).

Автором был обнаружен целый ряд каспийских видов, до сих пор не указанных для Азовско-Черноморского бассейна, и даже некоторые виды, новые для науки. Упоминается (к сожалению, без описаний, предназначавшихся для четвертой части) о нахождении новых видов гаммарид Niphargoides makarovi и Iphigenella philareti и новых подвидов ракообразных Pterocuma rostrata ssp. zenkewitschi, Paramysis kessleri ssp. sowinskyi. Очень важно подкрепленное экспериментальными наблюдениями по экологии восстановление описанного Эйхвальдом «пресноводного» вида монодакны — M. pontica, который после работ Линдгольма не отличался от M. colorata. Несомненно, что это лишь часть тех больших материалов по систематике каспийской фауны, сводка которых должна была составить содержание четвертой части.

Рассмотрение состава и распределения фауны в каждом исследованном водоеме или группе водоемов автор заканчивает анализом кормовой базы промысловых рыб. Б большинстве случаев этот анализ приводит автора к заключению о том, что наблюдается недостаточное использование рыбами донных биоценозов (в Днестровском, Днепровско-Бугском и дунайских лиманах), а часто и придонных мизид (Днестровский и дунайские лиманы) и зоопланктона (Днепровско-Бугский лиман). Это позволяет автору сделать практические предложения по повышению рыбопродукции упомянутых водоемов путем введения некоторых новых пород рыб или улучшения условий их захода и размножения.

Другой практический результат исследований автора — это выяснение многих неясных сторон в биологии ряда кормовых беспозвоночных, могущих быть объектами акклиматизации. На основании этого, а также проведенных автором опытных перевозок им были высказаны важные рекомендации по акклиматизации, частично опубликованные в другой работе.

Как всякая крупная работа, рецензируемая книга, естественно, не лишена и некоторых недостатков. Общим недостатком ее является некоторая неоднородность: аналогичный материал во второй и третьей частях излагается в другом порядке, чем в первой, местами изменяется даже и терминология (так, выражение «ценоз» по отношению к планктону позже изменяется на «комплекс», бентонектон в третьей части называется «придонной фауной» и т. д.). Это затрудняет чтение, тем более, что вся работа написана вообще довольно тяжелым языком. Затрудняют усвоение прочитанного также неудачно составленные карты с условными обозначениями. Последние должны быть такими, чтобы карты служили иллюстрацией к тексту и облегчали его усвоение, между тем как при чтении рецензируемой работы они во многих случаях только затрудняют понимание. Так, на многих картах распределения биомассы (например, по Днепровско-Бугскому лиману) густота штриховки совершенно не соответствует величине биомассы; в других случаях на сериях карт разные ценозы или комплексы имеют одно обозначение или одни и те же ценозы — разные обозначения. Эти недостатки должны были быть исправлены при редактировании, и упрек в данном случае должен быть сделан редакторам.

Но есть и другие недостатки, которые следовало бы устранить самому автору. Так, Ю. М. Марковский не сообщает средних весов организмов, которыми он пользовался при вычислениях биомассы зоопланктона, хотя этот вопрос весьма важен для оценки количественных данных.

Можно пожалеть, что при полноте учета фауны беспозвоночных осталась почти не изученной настоящая фитофильная фауна. Фитофильные элементы, конечно, входят во многие описываемые автором ценозы, но для ясного представления об этой фауне необходимо было применить особые приборы (зарослечерпатели), которые, конечно, были известны автору. Следовало также подробнее исследовать микробентос. Автор выделяет ценоз с преобладанием микробентических остракод только в Днепровском лимане, но едва ли можно сомневаться в том, что эти формы в массах развивались и в других солоноватых водоемах исследованных районов.

При всем разнообразии и разнородности фауны черноморских эстуариев мы думаем, что число реально существующих биоценозов автором несколько преувеличено. Приводимые им второстепенные, обнаруженные только на одной-двух станциях группировки, как, например, синдесмии — кардиума в Днестровском лимане, Theodoxus, Stenogammarus, балануса, Hypaniola в Днепровском и другие, могли быть результатами случайных изменений в соотношении форм или даже ошибок в работе дночерпателя и едва ли могут быть поставлены в один ряд с хорошо выраженными и заселяющими обширные области биоценозами.

Еще одно замечание надо сделать по поводу наименований коловраток: автор употребляет по отношению к этой группе устаревшие и в настоящее время вышедшие из употребления названия.

Подводя итоги, необходимо признать, что в целом книга Ю. М. Марковского — это капитальный труд, представляющий собой не только сводку наших знаний по фауне эстуарных систем Северо-Западного Причерноморья, но и солидную базу для их дальнейших исследований.

Книга Ю. М. Марковского представляет крупный шаг вперед в деле изучения каспийской фауны — одного из интереснейших фаунистических комплексов земного шара. Она ценна также тем, что ставит новые вопросы и намечает новые темы.

На многие возникающие при ее изучении вопросы автор, по-видимому, предполагал дать ответ в последних частях книги.

Гидробиологи и зоологи, работающие в бассейне наших южных морей, должны продолжить так блестяще развернувшиеся и так внезапно прервавшиеся исследования безвременно скончавшегося Ю. М. Марковского. В этом деле главную роль должен сыграть Институт гидробиологии Академии наук УССР, опубликовавший рецензируемую книгу.

Ф. Д. Мордухай-Болтовской

ACTA HYDROBIOLOGICA SINICA, 1956, No. 2: 129—335.
КИТАЙСКИЙ ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

В сборнике помещено 11 статей, из которых первая — «Исследования по биологии и борьбе с Bothriocephalus gowkongensis Jeh.— паразитическим ленточным червем молоди амура (Ctenopharyngodon idellus C. a. V.) принадлежит перу Ляо Хсян-ху и Ши Лей-чан (Liao Hsiang-hua и Shih Leu-chang).

В статье указано, что заболевание особенно распространено в нижнем течении Жемчужной реки (Pearl River). На рыбоводной станции Чиучянг при исследовании 3442 молодых Ctenopharyngodon был выявлен высокий процент заражения (57,6—65,37%), смертность, особенно в зимнее время, достигала 90%. Изучалось влияние температуры и других факторов среды на развитие и выживаемость яиц лентеца. Легко заражаются промежуточные хозяева — пресноводные циклопы Mesocyclops leuckarti Claus, Thermocyclops taihokuensis (Harada) и Ectocyclops phaleratus medius (Kiefer). Естественное заражение циклопов составляет 7%. Подробно изучались развитие плероцеркоидов, их дальнейший рост и сегментация в теле рыбы. Откладка яиц происходит на 21—23-й день при 28—29°. Автор исследовал также взаимоотношения в популяциях червей. Из других видов рыб этим червем оказались заражены: Mylopharyngodon aethiops, Hypophthalmichthys molithrix, Cirrhina chinensis, Luciobrama macrocephalus и Elopichthys bambusa. Влияние паразита на хозяина проявляется в снижении роста и веса тела, появлении пернициозной анемии, в хроническом воспалении кишечника. Лечебным средством является в лабораторных условиях areca nut. (орехи пальмы Areca catechu). Пруд, в котором содержалась зараженная рыба, необходимо дезинфицировать известью в концентрации 1: 2000 или хлорной известью в концентрации 50 p.p.m. (частей на млн.), или, что еще проще, оставить пруд после освобождения его от рыбы свободным на 50 дней.

В номере напечатаны две статьи Г. В. Никольского: «О некоторых вопросах теории и методики изучения динамики численности рыб» и «О биологических особенностях фауны бассейна Амура в связи со спецификой гидрологического режима его вод». Обе статьи напечатаны в переводе на китайский язык.

В статье Ли Шан-хао и Бай Го-дун «Выращивание планктона органическими удобрениями для рыбного хозяйства» выясняется влияние удобрений на развитие фитопланктона, являющегося основной пищей толстолобиков, разводимых в рыбоводных хозяйствах Китая.

Статья Ин Вень-ин (Jin Wen-ying) посвящена исследованию Ergasilidae (Copepoda parasitica) пресноводных рыб Китая. В начале работы даны литературный обзор, материалы по морфологии, жизненному циклу, развитию яиц, постэмбриональному развитию и биологии. В систематической части приводятся материалы по 17 видам Ergasilidae, относящимся к пяти родам: Ergasilus, Neoergasilus, Paraergasilus, Pseudergasilus, Sinergasilus. В работе сообщаются сведения о следующих ранее известных видах: Ergasilus anchoratus Mark., E. briani Mark., E. hypomesei Jamaguti, E. magnicornis Jin, E. peregrinus Heller, E. scalaris Mark., E. tumidus Mark., Neoergasilus japonicus (Harada), com. n., Paraergasilus longidigitus Jin., P. brevidigitus Jin, Pseudergasilus parasiluri Jamaguti, Sinergasilus polycolpus (Mark.), com. n., S. undulatus (Mark.), com. n., S. major (Mark.), com. n. Дается описание одного нового рода Neoergasilus, gen. n., с видом N. japonicus (Harada, 1930), com. n., и трех новых видов: Neoergasilus longispinosus, sp. n., N. inflatus, sp. n; Paraergasilus medius, sp. n. В отношении каждого вида сообщаются сведения по морфологии, кругу хозяев.

Статья Вю Уолесс (Wu Woeless) посвящена изучению поджелудочной железы у Teleostei, Mastacembelus aculeatus.

В статье Чен Чин-лей (Chen Chin-leu) «Протозойные паразиты четырех китайских прудовых рыб: Ctenopharyngodon idellus, Mylopharyngodon piceus, Aristichthys nobilis и Hypophthalmichthys molithrix. III. Протозойные паразиты Aristichthys nobilis и Hypophthalmichthys molithrix) описаны 20 видов миксоспоридий и 21 вид других простейших. Из этого числа 14 видов были известны ранее: Euglenosoma branchialis Davis, Cryptobia branchialis Nie, Costia necatrix Henneguy, Glugea hertwigi Weissenberg, Dermocystidium percae Reichenbach-Klinke, Hemiophrys macrostoma Chen, Chilodonella cyprini Moroff, Glaucoma pyriformis Schew., Ichthyophthirius multifiliis Fouquet, Trichodina pediculus Mueller, T. bulbosa Davis, T. oviformis Chen, Glossatella cylindiformis

Chen и Trichophrya sinensis Chen. Описывается шесть новых видов: Trypanosoma aristichtysi, sp. n., Cryptobia agitata, sp. n., Eimeria sinensis, sp. n., Hemiophrys disciformis, sp. n., Trichodina lieni sp. n., T. minuta, sp. n.

Статья Ван Цзу-сюн посвящена вопросу «О составе планктона в двух экспериментальных рыбоводных прудах и его связи с ростом толстолобика» — основной промысловой рыбы, выращиваемой в прудовых хозяйствах Китая.

В статье Чян Сен-чин (Chiang Sien-chin) «Некоторые виды Diaphanosoma (Cladocera) из Вучанга» приводятся материалы по трем ранее известным видам: Diaphanosoma brachyurum (Lievin), D. leuchtenbergianum Fischer, D. paucispinosum Brehm и D. sarsi Richard. Кроме того, описывается новый вид D. aspinosum, sp. n.

В статье Чен Шу-тсун (Chen Shou-tsung) «Заметки о некоторых Ostracoda из озера Тунчу, Вучан» сообщаются материалы о ранее известных видах Cypris subglobosa Sawerby, Strandesia uenoi Klie, Dolerocypris sinensis Sars, D. pellucida Klie, Cyprinotus uenoi Brehm, Heterocypris van Douwei Brehm, Stenocypris derupta и Vâvra и S. malcolmsoni (Brady), а также описывается новый вид Strandesia viridis, sp. n.

В статье Чен Нин-шен (Chen Ning-shen) «О рыбах салангидах из озера Тайху» приводятся материалы о следующих видах: Neosalanx oligodontis, sp. n., N. tangkahkeii (Wu) var. taihuensis var. nov., Reganisalanx brachyrostralis (Fang) и Protosalanx hyalocranius (Abbatt).

Все статьи, помещенные в сборнике, весьма интересны. Как и предыдущие выпуски Acta Hydrobiologica Sinica, рецензируемый сборник свидетельствует о бурном росте гидробиологической науки в Китайской Народной Республике, о высокой специализации в различных отраслях (систематике, анатомии, паразитологии, прудовом хозяйстве и др.). Сборник хорошо оформлен, статьи содержат обстоятельные резюме и многочисленные иллюстрации.

Е. Д. Болдырь и *Г. К. Петрушевский*

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1958, том XXXVII. вып. 3

ХРОНИКА И ИНФОРМАЦИЯ

О ЗООЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ В ЭСТОНСКОЙ ССР

Хотя уже в описаниях путешествий Олеариуса (1647) имеются некоторые зоологические заметки из Прибалтики, начало зоологических исследований Эстонии следует датировать последней четвертью XVIII в. В работах А. В. Гупеля (1771—1777) и И. Фишера (1778) приводятся первые сводные данные о фауне Эстляндии и Лифляндии. Тартуский (Дорпатский) университет до середины XIX в. не играл руководящей роли в организации зоологических работ и распространении зоологических знаний. Первые курсы по зоологии начал читать приват-доцент Э. Эйхвальд в 1822—23 гг. и только в 1842 г. была основана кафедра зоологии и сравнительной анатомии под руководством проф. А. Э. Грубе.

В XIX в. основная региональная зоологическая работа проводилась научными обществами, среди них ведущее значение имели основанное в 1842 г. Эстонское литературное общество в Таллине и основанное в 1853 г. Общество естествоиспытателей в Тарту. Наряду с исследовательской работой Общество занималось созданием научных коллекций и печатало в своих изданиях основные зоологические исследования этого периода. Зоологический музей университета в Тарту фактически основан в 1822 г.

В историческом году 40-летия Великой Октябрьской социалистической революции исполнилось также 10 лет со дня основания Института зоологии и ботаники (ИЗБ) Академии наук Эстонской ССР.

В настоящее время ИЗБ является основным координационным и руководящим центром зоологической работы в республике. Наряду с ним функционируют и другие коллективы, из которых самый крупный работает при кафедре зоологии Тартуского государственного университета (ТГУ).

ИЗБ АН Эстонской ССР находится в г. Тарту; он состоит из четырех секторов: зоологии, гидробиологии, ботаники и леса. При институте работают основанный в 1822 г. Зоологический музей и биологические станции Пухту и Таеваскода. Институту переданы также зоологические коллекции Общества естествоиспытателей и бывшего Эстляндского литературного общества.

Кадры зоологов в республике состоят всего из 22 квалифицированных специалистов. Научный персонал ИЗБ насчитывает 12 зоологов, среди них два доктора, шесть кандидатов биологических наук и четыре аспиранта-зоолога. Кроме того, имеется 13 человек научно-вспомогательного персонала. При кафедре зоологии ТГУ работают три профессора доктора и два кандидата биологических наук, при кафедре сельскохозяйственной зоологии Эстонской сельскохозяйственной академии (ЭСХА) — два кандидата биологических наук и при Таллинской лаборатории ВНИРО — три кандидата биологических наук.

Значительное число зоологов-любителей и педагогов организовано в Общество естествоиспытателей при АН Эстонской ССР, где работают секции орнитологии, энтомологии и озерная комиссия.

Для характеристики итогов и перспектив деятельности эстонских зоологов целесообразно исходить из оценки решения основных проблем, стоящих перед ИЗБ и являющихся координированной частью республиканских и всесоюзных зоологических исследований.

Работа зоологов концентрируется в основном в рамках двух проблем: 1) фауна Эстонской ССР, ее происхождение, развитие и реконструкция; 2) исследование водоемов Эстонской ССР и водных организмов для выяснения биологических основ развития рыбного хозяйства.

В разработке первой проблемы принимают участие ИЗБ, ТГУ и Эстонская сельскохозяйственная академия (ЭСХА). Научный руководитель проблемы — акад. Х. М. Хаберман. Разработка второй проблемы проводится совместно сектором гидробиологии ИЗБ и сотрудниками кафедры зоологии ТГУ с привлечением широких кругов студентов, рыбаков и любителей. Научный руководитель — заслуженный деятель науки проф. Х. Х. Рийкоя.

Ниже перечислены основные темы исследований, ведущихся в настоящее время по разным разделам зоологии.

Териологические исследования. Изучение фауны млекопитающих Эстонии, экологии и динамики численности важнейших видов (промысловых зверей и вредителей) было начато при Институте зоологии и ботаники летом 1947 г., сразу после основания сектора зоологии, под руководством доктора биологических наук И. Ауля. В буржуазной Эстонии териологические работы велись в незначительном масштабе, а в 1941—1946 гг. они полностью прекратились. Ценную помощь при развитии териологических и других зоологических исследований в Советской Эстонии, особенно при подготовке специалистов-териологов, оказали центральные зоологические учреждения СССР, в первую очередь Зоологический институт Академии наук СССР.

В последние годы Х. Линг ведет изучение современной динамики фауны млекопитающих Эстонии; К. Паавером начато исследование субфоссильных костных остатков высших позвоночных Эстонии, собранных в течение многих десятилетий в основном прибалтийскими археологами. Исследования в этом новом для института направлении ведутся по теме «Послеледниковый генезис высших позвоночных Эстонии». Л. Поотс (ЭСХА) занимается изучением экологии полевых мышевидных грызунов, а также фауны и экологии летучих мышей. По млекопитающим Эстонии опубликованы: ряд инструкций по сбору териологического материала и полевым наблюдениям за млекопитающими, список млекопитающих Эстонии с краткими данными о распространении и численности всех видов и более 10 статей, касающихся состава фауны млекопитающих Эстонии, интересных фаунистических находок, а также экологии и практического значения ряда видов. В 1957 г. опубликован определитель-справочник «Млекопитающие Эстонии», обобщающий собранные до сих пор данные (И. Ауль, Х. Линг и К. Паавер).

Орнитологические исследования территории Эстонии имеют 80-летнюю историю. Наряду с многочисленными любителями в орнитологической работе как здесь, так и на сопредельных территориях участвовал и ряд известных орнитологов, среди них классики русской орнитологии: В. Руссов, Э. Миддендорф, С. А. Бутурлин и Н. А. Зарудный. Все они, а особенно В. Руссов и Э. Миддендорф, работая в составе Академии наук в Петербурге, внедряли традиции русской науки в изучение природы Эстонии. В. Руссов уделял основное внимание изучению распространения птиц в Прибалтике, Э. Миддендорф — проблеме миграции птиц.

В 1923—1940 гг. орнитологические исследования проводились в основном членами Общества естествоиспытателей под руководством проф. И. Пийпера и М. Хэрмса. Были собраны и опубликованы преимущественно фаунистические данные, послужившие ценным материалом при разработке вопросов генезиса и динамики состава местной орнитофауны. После восстановления советской власти начали интенсивно развиваться научные связи эстонских орнитологов с орнитологами Москвы, Ленинграда и ряда братских республик. Благодаря этому налаживается координация исследований, расширяется и углубляется их тематика.

Основная работа ведется группой орнитологов ИЗБ под руководством Э. В. Кумари в тесном сотрудничестве с орнитологической секцией Общества естествоиспытателей, зоологов ТГУ и ЭСХА. Восстановлена и расширена сеть наблюдателей-орнитофенологов. Проводятся стационарные экспериментальные работы по изучению птиц леса на биологической станции института Таэваскода. Станция Пухту на западном побережье Эстонии является основной базой для исследования биологии морских птиц и особенно — вопросов миграции.

В связи с крупными мелиоративными работами в республике, начатыми в 1946 г., проводятся исследования болотных птиц, выясняется их роль в природных ландшафтах, режим их гнездования и питания, адаптация части видов к новым условиям местности, реконструкция орнитофауны при смене ландшафтов. Эти работы закончены, подытожены в ряде статей и в 1959 г. завершаются монографией Э. Кумари о болотных птицах Эстонии.

Опыты по обогащению состава полезных лесных птиц улучшением условий гнездования начаты в 1951 г. путем создания искусственных гнездовий. С 1953 г. проводятся регулярные наблюдения над миграциями птиц весной и осенью на западном побережье республики. На основе собранных данных представлены сводки о распределении миграций птиц по типам ландшафтов, о динамике численности процесса миграции, о годичных изменениях в ходе миграции и пр. Итоги исследований обсуждены на орнитологических конференциях (Таллин, 1954, Ленинград, 1957) и совещаниях (Тарту, 1955) и опубликованы.

На основе единой методики наблюдений над миграциями птиц организована совместная работа с орнитологическими станциями Польши, ГДР, Финляндии, Швеции и других стран. В 1957 г. завязались научные связи с зарубежными научными учреждениями. Регулярно проводимые заседания Прибалтийской комиссии по исследованию миграций птиц, основанной в 1955 г., координируют эту работу в трех прибалтийских республиках. С. Онно исследует биологию рода Podiceps, Р. Линг — фауну водяных птиц озер Ворремаа, А. Йыги — миграцию птиц на западном побережье Эстонии. Из более крупных орнитологических работ Э. Кумари опубликованы «Полевой определитель эстонских птиц» (1953) и «Птицы Эстонской ССР» (1954).

В течение ближайших лет намечается углубление и расширение работ по выяснению хозяйственного значения лесных птиц и по возможностям реконструкции фауны птиц различных типов леса. Продолжаются исследования экологии птиц разных ланд-

шафтов, биологии морских птиц, проводятся мероприятия по улучшению охраны полезных охотничьих видов. Работы ведутся на заливе Матсалу, здесь же производится массовое кольцевание.

Предполагается составление детального обзора распределения миграций птиц в Прибалтике в соответствии с ландшафтными и метеорологическими особенностями. Выясняются пути миграции и места зимовок ряда видов, также с использованием массового кольцевания.

Энтомологические исследования. Проблематика энтомологических исследований, проведенных в прошлом и в начале настоящего века на территории Эстонии, крайне ограничена. В течение XIX в. основной задачей энтомологов была систематическая работа по учету фауны. Из этих работ наиболее значительными являются «Полужесткокрылые Ливонии» Флора (1860), «Фауна Балтики — жесткокрылые» Зейдлица (1872) и «Фауна чешуекрылых Эстонии» Петерсена (1924). Более разнообразный региональный материал содержится в сводках по прикладной энтомологии, но и в них нет широких теоретических обобщений. Проблемы экологии, биоценологии и вопросы численности популяций почти совершенно не затронуты в работах, опубликованных до первой четверти XX в.

Зоогеографические вопросы ставились Петерсеном, Лакшевичем и др. Полностью отсутствуют работы по организационным и теоретическим основам энтомологической науки. Ценным наследством прошлого являются региональные коллекции по фауне Прибалтики, составленные Обществом естествоиспытателей. Эти и другие энтомологические коллекции, сконцентрированные в ИЗБ и ТГУ, содержат около 13 000 видов насекомых.

К настоящему времени в пределах Эстонии установлено около 7000 видов насекомых, примерно 50% от вероятного их числа. Наиболее исследованными являются отряды жесткокрылых (2700 видов), чешуекрылых (1700 видов), хоботных (1200 видов), ручейников (195 видов), стрекоз (51 вид), поденок (32 вида) и прямокрылых (40 видов). По остальным отрядам имеются только данные, касающиеся отдельных групп, или же устарелые сводки.

Проводимые в настоящее время на территории Эстонии энтомологические исследования следует охарактеризовать как эколого-зоогеографические; в них разрешаются основные вопросы систематики, экологии, зоогеографии и генезиса энтомофауны.

Первоочередной задачей является быстрое завершение изучения всей энтомофауны территории. Это обеспечивается планомерной организацией работ, привлечением к ней всех имеющихся в республике сил и установлением прочных связей как с отечественными, так и с зарубежными специалистами.

За последние годы ведется обработка и опубликование сводок по ряду отрядов и групп насекомых (Ephemeroptera, Odonata, Trichoptera, Saltatoria, Homoptera, Cicadina, Heteroptera, Coleoptera, а из Diptera — Tipulidae, Culicidae, Tabanidae, Chironemidae и др.). Издан «Справочник юного энтомолога» В. Маавара (1956). Коллектив авторов готовит к печати «Справочник по охране леса».

Из поступающих материалов наиболее ценными являются собранные по единой методике данные из основных природных и культурных комплексов республики. Из них обработаны и частично опубликованы итоги докторской диссертации Х. М. Хабермана по жесткокрылым морского побережья Эстонии, исследования В. Маавара по энтомофауне верховых болот Эстонии и работы по исследованию энтомофауны низинных болот (З. Альбрехт, Ю. Вильбасте, Х. Ремм, Х. Хаберман). Итоги этих работ были доложены на XV Международной конференции энтомологов в 1956 г. и обсуждались на энтомологической сессии института (1957 г.). В 1958 г. заканчиваются исследования энтомофауны сосновых лесов на дерново-карбонатных почвах Эстонии. При исследовании типичных комплексов проводятся анализы популяции и выясняются вопросы структуры и динамики их, аутэкологии и биологии типичных и массовых видов, влияния основных факторов среды и деятельности человека на структуру и динамику популяции. На этой основе составляются прогнозы возможных изменений популяции. Вышеописанные мероприятия позволяют более глубоко решать вопросы генезиса и регионального распределения энтомофауны по ландшафтам.

Сельскохозяйственной энтомологией занимается кафедра зоологии и энтомологии ЭСХА. Совместно с энтомологами ИЗБ ведется работа по установлению основного комплекса вредителей кукурузы и люцерны в условиях Эстонии. На кафедре закончено исследование по гороховой плодожорке в Эстонии (А. Ээнлайд) и ведутся исследования садовых вредителей и щелкунов (С. Руубель). В. Маавара начаты исследования по вредителям хвойных насаждений.

За последние годы по энтомологии в Эстонии защищены одна докторская и четыре кандидатские диссертации. Три диссертации находятся в фазе завершения. Постоянную высококвалифицированную помощь при повышении квалификации эстонских зоологов оказывает Зоологический институт Академии наук СССР.

По остальным группам беспозвоночных закончено исследование А. Вильбасте по иксодовым клещам Эстонии (1954), Х. Телль — по паразитам рыб оз. Выртсъярв (1955), Ю. Вильбасте — по двупарноногим (1954) А. Х. Мяэметс и И. Р. Вельдре (1956) — по свободноживущим веслоногим Эстонии. Над выяснением фауны картофельных нематод Эстонии работает аспирант Э. Кралль. А. Ярвекюльг закончил монографию по речному раку в Эстонии. Обзор состояния исследования фауны беспозвоночных Эстонии опубликовал Х. Рийкоя (1955).

Гидробиологические исследования в Эстонии начаты в прошлом веке работами Бэра, Кесслера, Дыбовского, Зейдлица, Фишера, Брауна, Спуль-Роталия, Миддендорфа и Цур-Мюлена по рыбам и рыбному хозяйству страны. Сюда же относятся исследования Эйхвальда, Миддендорфа, Шнейдера и Брауна по беспозвоночным внутренних вод Эстонии и Балтийского моря. Начало организованных гидробиологических исследований связано с организацией Лифляндского отделения Российского общества рыбоводства и рыболовства и Озерной комиссии общества естествоиспытателей в 1905 г. Членами комиссии Шнейдером, Самсоновым, Ратлефом, Сукачевым, М. и Л. Мюлен были проведены исследования ряда озер и опубликованы итоги по изучению паразитов рыб, пресноводных нематод и пиявок страны.

В период после первой мировой войны были опубликованы работы Х. Рийкоя по морфометрии и химизму озер Эстонии, список эстонских озер, составленные разными авторами фаунистические сводки и определители по Protozoa, Rotatoria, Copepoda, Cladocera и рыбам Эстонии, а также по бентосу и паразитам рыб некоторых водоемов (Х. Хаберман, В. Вооре).

После Великой Отечественной войны было проведено исследование р. Эмайыги. Результаты исследования опубликованы в сборнике Общества естествоиспытателей в 1956 г. (Х. Рийкоя — общая характеристика реки, А. Лумберг — планктон, И. Лисенко — гидракарины, Ы. Тылп — бентос и И. Ристкок — рыбы и рыбное хозяйство). В 1951—1955 гг. проведено комплексное рыбохозяйственное бонитировочное исследование 120 озер Эстонии и разработаны схемы рыбохозяйственных мероприятий на них в содружестве с работниками ВНИОРХ (проф. Н. А. Мосевич).

В печати находится сборник гидробиологических и ихтиологических работ ИЗБ, среди них работы А. Мяэметс о летнем зоопланктоне, Х. Ремм о фауне Chaoborinae, А. Ярвекюльга о пятнистой болезни речного рака, Ы. Пахкла и Э. Пиху о скорости роста окуня и щуки и др. Исследование о скорости роста мальков в некоторых озерах Эстонии опубликовал И. Ристкок (1955).

В 1953 г. начаты работы по монографическому исследованию крупнейшего озера Эстонии — Выртсъярв. Находятся в печати сводки по планктону (Н. Шенберг), по личинкам хирономид (Ы. Тылп), по гидракаринам (И. Лисенко) и по паразитам рыб озера (Х. Телль). Печатаются работы об искусственном разведении речной миноги и морской форели (Н. Генина и И. Круусель), по физиологии крови плотвы и окуня (И. Вельдре) и о плодовитости салаки (Л. Раннак). Н. Микельсаар закончил диссертацию о камбале Балтийского моря. А. Мяэметс работает по фауне веслоногих Эстонии и А. Ярвекюлг — по фауне Ostracoda. Х. Рийкоя опубликовал в 1950 г. работу «Рыбы Эстонской ССР». В. Эрм в 1955 г. защитила диссертацию на тему «Судак в Эстонской ССР», И. Ристкок — на тему «Рост молоди рыб в Саадъярвской группе озер».

Координацией гидробиологических работ между научными учреждениями трех прибалтийских республик занимаются, кроме Прибалтийской ихтиологической комиссии, также ежегодные совместные научные сессии, которые поочередно проводятся в одной из республик. Таллинское отделение ВНИОРХ проводит в основном исследование состояния природных запасов промысловых рыб. За период с 1947 г. и до настоящего времени завершен ряд исследований по динамике численности салаки, составлены обзоры об условиях нереста лосося в реках Эстонии, о росте и миграциях речной форели (Л. Раннак), о биологии камбалы и трески (Н. Микельсаар), о биологии судака в заливе Пярну (В. Эрм) и др. По зоопланктону северной части Балтийского моря имеются работы А. Мяэметса и Н. Шенберга (1955).

Проф. И. Пийпер развивает созданные проф. А. Н. Северцовым в период его работы при Тартуском университете традиции морфологических исследований. И. Пийпер опубликовал ряд трудов по эволюционной и экологической морфологии позвоночника и по сравнительной морфологии позвоночника рыб.

Под руководством Э. Кумари при ИЗБ работает Комиссия по охране природы. В 1957 г. Верховным Советом Эстонской ССР принят разработанный комиссией закон об охране природы ЭССР. По этому закону в список заповедников включены также классические гнездовья морских и водоплавающих птиц на территории республики — залив Матсалу и о-ва Вайка.

В послевоенный период зоологами Эстонской ССР создано свыше 300 законченных работ. Обзор печатных зоологических работ за 1947—1958 гг. имеется в сборнике «Десять лет Академии наук Эстонской ССР» (1956). За тот же период защищено две докторских (Х. М. Хаберман и Э. В. Кумари) и 11 кандидатских диссертаций по зоологическим дисциплинам. В плане (до 1961 г.) предвидится завершение 10 монографических работ по зоологии и сводных обзоров коллектива авторов: «Болота Эстонии» и «Озера Эстонии».

В итоге работы Комиссии Академии наук СССР, в 1956 г. ознакомившейся с итогами и перспективами работ Академии наук Эстонской ССР, принят ряд решений директивных органов и учреждений, в которых намечаются и перспективы зоологической науки в Эстонии. Для их выполнения организована группа научных работников при Зоологическом музее, которая, одновременно занимаясь обработкой коллекций и созданием экспозиции, проводит в основном региональные фаунистические исследования. В 1957 г. работники этой группы в целях обогащения коллекции по фауне СССР провели успешную экспедицию в Киргизию.

Имеется решение Президиума Академии наук об организации паразитологической

группы при ИЗБ, завершается устройство лаборатории по определению абсолютной хронологии фоссильного материала методом сцинциляции (C_{14}). Намечается строительство гидробиологической станции на оз. Выртсъярв и проектирование нового здания института в г. Тарту. Предстоит дальнейшее укрепление связей с рыбохозяйственными, сельскохозяйственными и охотничьими учреждениями республики. Расширяются связи с зарубежными учеными. Предвидится значительное расширение возможностей опубликования законченных работ. Советским строем заложена прочная основа для развития зоологической науки в Эстонии. Задачей зоологов является максимальная реализация предоставленных им возможностей.

Х. М. Хаберман

СЕМИНАР ИССЛЕДОВАТЕЛЕЙ МИГРАЦИЙ ПТИЦ

Изучение видимой миграции птиц в Прибалтийских республиках СССР в последние годы систематически проводится при помощи сети наблюдателей. В наблюдениях принимают участие как профессиональные орнитологи, так и орнитологи-любители, хорошо знающие птиц и умеющие их определять в природе.

В 1958 г. предполагается провести международные наблюдения над осенней миграцией птиц на территориях, расположенных вокруг Балтийского и Белого морей. Это требует хорошей согласованности как в методике наблюдений, так и в технических приемах всех участников. В августе 1956 г. эстонские орнитологи организовали на морском побережье Кабли республиканский семинар наблюдателей миграции птиц. Опираясь на опыт этого семинара и решения последнего пленарного заседания Прибалтийской комиссии по изучению миграции птиц, очередной семинар был проведен с 23 по 28 сентября 1957 г. в Пухтуской орнитологической станции Института зоологии и ботаники Академии наук Эстонской ССР.

В семинаре приняли участие 20 орнитологов из Эстонии, Латвии, Литвы, Украины и г. Пскова. Работа семинара носила практический характер. Все слушатели семинара принимали участие в работе девяти постоянных наблюдательных пунктов, организованных вокруг Пухту в 1957 г. Кроме того, участники семинара небольшими группами проходили постоянный маршрут, где занимались практическими упражнениями по полевому определению живых птиц в различных биотопах. Следует прибавить, что один постоянный наблюдательный пункт (на о. Уллута) работал в течение всего светового дня, регистрируя перемещения птиц на данной территории.

Систематически проводились коллоквиумы, на которых участники семинара заслушивали обзоры о наблюдениях в отдельных пунктах или обсуждали различные вопросы, связанные с проведением количественных учетов перелетов птиц.

Было признано, что проведение семинаров исследователей миграции птиц крайне необходимо и в дальнейшем. Количественный и видовой состав миграций в различных наблюдательных пунктах вокруг Балтики крайне различны, поэтому семинары должны проводиться по очереди в разных местах. В окрестностях Пухту, например, массовыми пролетными видами являются нырковые утки, гагары и другие морские и прибрежные птицы, в то время как пролет мелких воробьиных птиц во второй половине осени здесь менее выражен.

Семинар показал также, как важно всем орнитологам, в частности всем исследователям миграций птиц, правильно определять живых птиц в природе. Это умение еще оставляет желать лучшего. На русском языке, к сожалению, отсутствуют полевые определители птиц с хорошими красочными таблицами, а такие пособия совершенно необходимы полевым орнитологам. При изучении видимого перелета птиц вовсе не обязателен их отстрел, но зато необходимо четко определять живых птиц в различных нарядах, отчасти по возрасту и полу и по другим полевым признакам.

В семинаре приняли участие главным образом эстонские и латвийские исследователи миграций птиц. Отрадно отметить, что орнитологические исследования в Латвии в последнее время стали расширяться. К сожалению, в работе семинара не принимали участия орнитологи Карелии, Кандалакшского заповедника, орнитологической станции Зоологического института АН СССР в Рыбачьем и некоторых других учреждений северо-запада СССР, которых прямо касаются исследования видимого перелета птиц и которых подобные семинары должны были бы особенно интересовать.

Опыт проведения настоящего семинара еще раз свидетельствует о невозможности ограничения орнитологической работы теоретическими конференциями и совещаниями в стенах научно-исследовательских институтов и о необходимости перенесения части этой работы ближе к природе в виде проведения семинаров, экскурсий, слетов и т. д. Это тем более важно, что полевая орнитология за последнее время мощно развивается и вырабатывает свойственные только ей методы и приемы работы.

Э. В. Кумари

ПОПРАВКИ

В «Зоологическом журнале», т. XXXV, вып. 8 стр. 1116, 1956 г., в статье С. А. Гоара строки 23—24 сверху следует читать так:

1) Trypanosoma brucei brucei и T. brucei gambiense; 2) T. evansi evansi и T. evansi equiperdum; 3) Theileria parva parva, T. parva dispar и T. parva mutans.

В «Зоологическом журнале» т. XXXVII, вып. 1, 1958 г., в статье Г. В. Никольского на стр. 43 10-ю строку снизу следует читать так:

---

[3] Наиболее яркими примерами приспособительного значения гибели части особей

Рецензии

CONTENTS

Т-02807 Подписано к печати 12. III. 1958 г. Тираж 2 700 экз. Зак. 3006
Формат бумаги 70×108¹/₁₆ Бум. л. 5,0 Печ. л. 13,7+1 вкл. Уч.-изд. л. 17,1

2-я типография Издательства Академии наук СССР. Москва, Шубинский пер., 10

Цена 15 руб.

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

КОНТОРА «АКАДЕМКНИГА»

Имеются в продаже книги:

Андрияшев А. П. *Рыбы северных морей СССР.* (Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом, 53). 1954. 566 стр. с илл. Ц. 34 р. 85 к. в пер.

Атлас беспозвоночных дальневосточных морей СССР. (Зоологический институт). 1955. 243 стр. с илл., 3 вкл. Ц. 40 р. 10 к. в пер.

Бродский К. А. *Веслоногие рачки. (Calanoidae) дальневосточных морей СССР и полярного бассейна.* (Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом, 35). 1950. 442 стр. с илл. Ц. 24 р. в пер.

Витаминные ресурсы и их использование. Сборник первый. Витаминные ресурсы рыбной промышленности. (Институт биохимии им. А. Н. Баха). 1951. 295 стр. Ц. 10 р. 80 к.

Гинзбург А. С. и Детлаф Т. А. *Развитие зародышей осетровых рыб.* (Институт морфологии животных им. А. Н. Северцова. Научно-популярная серия). 1955. 86 стр. с илл., 2 вкл. Ц. 1 р. 50 к.

Гурьянова Е. Ф. *Бокоплавы морей СССР и сопредельных вод. Amphepoda — Gammaridea.* (Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом, 41). 1951. 1029 стр. с илл. Ц. 53 р. 60 к. в пер.

Вопросы ихтиологии. Выпуск 1 (Отделение биологических наук. Ихтиологическая комиссия). 1953. 134 стр. с илл. Ц. 6 р. 50 к.

Вопросы ихтиологии. Выпуск 2 (Отделение биологических наук. Ихтиологическая комиссия). 1954. 175 стр., 2 вкл. Ц. 10 р.

Вопросы ихтиологии. Выпуск 3. (Отделение биологических наук. Ихтиологическая комиссия). 1955. 224 стр. с илл., 1 вкл. Ц. 13 р.

Вопросы ихтиологии. Выпуск 4 (Отделение биологических наук. Ихтиологическая комиссия). 1955. 194 стр. с илл. Ц. 11 р.

Вопросы ихтиологии. Выпуск 5 (Отделение биологических наук. Ихтиологическая комиссия). 1955. 195 стр. с илл. Ц. 11 р. 25 к.

Вопросы ихтиологии. Выпуск 6. (Отделение биологических наук. Ихтиологическая комиссия). 1956. 183 стр. с илл., 6 вкл. Ц. 10 р. 95 к.

Труды совещания по вопросам лососевого хозяйства Дальнего Востока. Проведено Ихтиологической Комиссией Академии наук СССР и Тихоокеанским научно-исследовательским институтом рыбного хозяйства и океанографии в г. Хабаровске в мае 1953 года. (Ихтиологическая комиссия. Труды совещаний. Вып. 4). 1954. 206 стр. с илл. Ц. 12 р. 80 к. в пер.

Труды совещания по вопросам поведения и разведки рыб. Проведено Ихтиологической комиссией Академии наук СССР и Всесоюзным научно-исследовательским институтом морского рыбного хозяйства и океанографии в Москве 12—16 января 1953 г. (Ихтиологическая комиссия. Труды совещаний. Вып. 5). 1955. 221 стр. с илл. Ц. 13 р. 25 к. в пер.

Шмидт П. Ю. *Миграция рыб.* Издание 2-е, доп. (Научно-популярная серия). 1947. 361 стр. с илл. Ц. 17 р. 85 к. в пер.

Шмидт П. Ю. *Рыбы Охотского моря* (Труды Тихоокеанского комитета. VI). 1950. 370 стр., I — XX таблиц илл. Ц. 24 р. 80 к. в пер.

КНИГИ ПРОДАЮТСЯ В МАГАЗИНАХ «АКАДЕМКНИГА»:

Москва, ул. Горького, 6; Ленинград, Литейный проспект, 57; Свердловск, ул. Белинского, 71-в; Киев, ул. Ленина, 42; Харьков, Горяиновский пер., 4/6; Алма-Ата, ул. Фурманова, 129; Ташкент, ул. К. Маркса, 29; Баку, ул. Джапаридзе, 13.

Иногородним заказчикам книги высылаются по почте наложенным платежом.

Заказы направлять в контору «Академкнига»: Москва, ул. Куйбышева, 8, а также в ближайший из указанных магазинов.